ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 88

7

ИЮЛЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2003

УДК 581.526.42

© В. И. Василевич

ЕЛОВЫЕ ЛЕСА КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ

V. I. VASILEVICH. SPRUCE FORESTS OF KIROV REGION

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 10.01.2003

Территория Кировской области относится к Урало-Западносибирской провинции, ее Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции, растительный покров равнинной части которой изучен довольно слабо. В данной работе впервые дается обзор ассоциации еловых лесов зональной лесной формации на территории Кировской обл. Выделено 6 ассоциаций: ельник черничный, ельник сфагновый, ельник кисличный, ельник костянично-вейниковый, ельник неморальнотравный и ельник липняковый. Все ассоциации очень близки к соответствующим ассоциациям более западной Восточноевропейской провинции. Выявлены существенные различия ельников кисличных и неморальнотравных в северной и южной частях области.

Ключевые слова: еловые леса, классификация растительности, Камско-Печорско-Западноуральская подпровинция.

Кировская обл. расположена на северо-востоке Европейской России. Ее площадь составляет 120 000 км^2. Бóльшая часть территории области расположена в бассейне р. Вятки и только ее северо-запад принадлежит бассейну р. Северной Двины, а самые северо-восточные районы — бассейну р. Камы.

По геоботаническому районированию Европейской части России вся область отнесена к Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции Урало-Западносибирской провинции Евразиатской области бореальных лесов (Исаченко, Лавренко, 1980). Западная граница провинции проведена по западной границе ареала пихты сибирской. Она проходит по меридиональному отрезку верхнего течения р. Печоры, пересекает р. Вычегду около г. Сыктывкара и далее идет по р. Ветлуге в Костромской обл.

Как отмечает А. С. Карпенко (1980), отличительной особенностью темнохвойных лесов самой западной Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции является господство в древостоях сибирских видов и заметное их участие в нижних ярусах наряду с широким распространением европейских видов, концентрирующихся в основном в травяном покрове и отчасти в подлеске. Основными эдификаторами являются *Picea obovata*[1] и переходные формы к *Picea abies* (с доминированием признаков *P. obovata*), а также *Abies sibirica* и *Pinus sibirica*. Но в Кировской обл. *P. sibirica* в лесах не встречается (Определитель..., 1975), а пихта образует лишь примесь в древостое и, как правило, незначительную. Леса с преобладанием пихты встречаются крайне редко и только на юге области. Что касается травянистых сибирских и кустарниковых видов, то их роль в лесах области невелика, что будет показано ниже.

А. Д. Фокин (1929, 1930) выделил на территории Кировской обл. 4 подзоны. Самая южная — подзона орешниковых раменей, к северу от нее располагается

[1] Латинские названия сосудистых растений даны по сводке С. К. Черепанова (1981).

подзона липовых раменей. Обе в настоящее время справедливо включают в хвойно-широколиственные леса. Бóльшую часть территории области занимает подзона раменей — лесов зеленомошников, которая соответствует южной тайге. Самая северная, выделенная Фокиным, — подзона болот и заболоченных лесов (шохры). Ее позднее стали считать подзоной средней тайги (Клиросова, 1967; Зубарева, 1996). Этому способствовала и работа А. П. Шенникова (1933), в которой положение средней тайги примерно соответствовало тому, как ее провел Фокин. В последнем районировании лесной зоны европейской части России (Александрова, Юрковская, 1989) граница средней тайги проведена севернее, и Летко-Кобринский округ, который включает северо-западную часть Кировской обл., отнесен к подзоне южной тайги.

Таким образом, бóльшая часть территории Кировской обл. принадлежит к подзоне южной тайги, средняя тайга занимает относительно небольшую площадь на северо-востоке, а южная часть области относится к подзоне хвойно-широколиственных лесов.

Растительный покров подзоны южной тайги Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции, за исключением ее уральской части, изучен довольно слабо. В частности, по лесам Кировской обл. имеется обзорная работа А. Д. Фокина (1929). Ельники северо-западных районов области детально исследовала А. Д. Смирнова (1943, 1951, 1954). Ей же принадлежит работа по лесам Приветлужья в Нижегородской и Костромской областях (Смирнова, 1936). В северо-западной части Коми-Пермяцкого национального округа недалеко от северо-восточной границы Кировской обл. исследовал растительность Ю. Н. Нешатаев (1950, 1952).

В 1994—2000 гг. сотрудники Лаборатории растительности лесной зоны Ботанического ин-та РАН проводили маршрутное обследование растительности Кировской обл. За это время было выполнено 100 геоботанических описаний ельников. Это небольшое число описаний может дать лишь неполную картину биоразнообразия еловых лесов области, но, учитывая почти полное отсутствие материалов по ельникам Кировской обл. и западной части Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции, публикация этих материалов может быть полезной. В работе использованы описания, выполненные автором, Т. В. Бибиковой, Е. А. Беляевым, К. В. Щукиной.

Ельник черничный. Эта ассоциация ельников характерна для подзоны средней тайги, где она является преобладающей на плакорах. Наши описания сделаны в подзоне южной тайги, в центральной части области (в Зуевском, Слободском и Верхошижемском районах). В южной тайге ельник черничный встречается реже, уступая на плакорах ельникам кисличному и неморальнотравному. Черничные ельники приурочены там или к неглубоким плоским понижениям рельефа, или к ровным участкам водоразделов с более бедными почвами.

Эта ассоциация многократно описана в геоботанических работах по лесам таежной зоны Европейской России. Она характеризуется не столько высоким обилием черники в травяно-кустарничковом ярусе, которая обильна и в ряде других ассоциаций ельников (см. таблицу), сколько отсутствием большого числа видов, свойственных более богатым и влажным почвам. Ельник черничный — самая типичная ассоциация бореальных темнохвойных лесов, флористическое ядро которой образуют таежные кустарнички и виды таежного мелкотравья. Высокое среднее покрытие в этой ассоциации кроме черники имеют *Maianthemum bifolium*, *Linnaea borealis*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Orthilia secunda*. Постоянен *Trientalis europaea*.

В ельнике черничном, по сравнению с другими ассоциациями, хорошо развит моховой покров. В нем абсолютно преобладает *Pleurozium schreberi*, тогда как в других ассоциациях ельников примерно одинаковое участие в сложении мохового яруса принимает *Hylocomium splendens*. *Pleurozium schreberi* имеет свой фитоценотический оптимум в сухих сосняках, где он нередко образует сплошной покров. Из видов, характерных для Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции, в этой ассоциации встречается только *Rosa acicularis*, да и то с низким постоянством. Несомненно, это та же ассоциация, которая распространена и в западной части таежной зоны Русской равнины, в частности на Северо-Западе (Василевич, 1983).

Фитоценотическая таблица еловых лесов

Виды	Черничный	Сфагновый	Кисличный		Мелкопапоротниковый	Вейниково-костяничный	Неморально-травный	
			северные районы	южные районы			северные районы	южные районы
Число описаний	6	12	14	23	8	7	8	17
Сомкнутость крон	0.7	0.6	0.7	0.7	0.6	0.6	0.6	0.7
Древесный ярус								
Picea obovata	0.9 V	0.8 V	0.8 V	0.7 V	0.8 V	0.6 V	0.8 V	0.5 V
Abies sibirica	—	—	I	0.1 II	0.1 III	0.2 III	II	0.3 IV
Betula pendula	I	0.1 V	0.1 V	II	0.1 IV	III	0.1 IV	III
Pinus sylvestris	0.1 V	II	II	0.1 IV	I	0.1 III	0.1 II	0.1 III
Populus tremula	I	—	0.1 II	I	I	II	III	II
Подрост								
Picea obovata	5 V	11 V	10 V	4 V	5 V	4 V	2 V	3 IV
Abies sibirica	I	II	2 III	5 III	III	2 IV	II	4 V
Betula pendula	—	I	II	I	I	—	I	I
Populus tremula	—	I	I	1 II	—	II	—	I
Tilia cordata	I	—	I	1 I	—	I	I	I
Подлесок								
Sorbus aucuparia	4 III	2 IV	4 V	3 IV	III	III	5 V	1 III
Frangula alnus	—	I	—	II	I	III	—	II
Juniperus communis	II	I	I	I	—	I	II	II
Rosa acicularis	I	II	III	—	III	II	IV	I
Lonicera pallasii	—	I	II	—	I	I	I	—
Daphne mezereum	—	—	II	I	II	II	III	I
Lonicera xylosteum	—	I	II	III	II	2 III	III	III
Padus avium	I	—	I	II	—	—	I	II
Viburnum opulus	I	—	—	I	—	I	II	I
Euonymus verrucosa	—	—	—	II	—	II	—	4 IV
Травяной ярус								
Vaccinium myrtillus	16 V	13 V	4 IV	1 III	4 V	2 III	1 IV	I
V. vitis-idaea	2 IV	2 V	2 III	I	IV	1 II	V	I
Oxalis acetosella	1 I	4 IV	37 V	38 V	26 V	1 II	18 V	32 V
Maianthemum bifolium	5 V	5 V	7 V	3 V	4 V	3 IV	3 V	2 IV
Trientalis europaea	1 III	V	V	II	1 V	III	IV	—
Linnaea borealis	4 V	IV	3 V	1 II	2 V	1 II	1 IV	I
Luzula pilosa	V	III	V	IV	V	V	IV	1 IV
Rubus saxatilis	I	II	3 V	1 II	5 V	14 V	7 V	4 IV
Calamagrostis arundinacea	2 II	I	3 IV	II	2 V	12 V	1 IV	II
Convallaria majalis	—	—	—	I	—	1 III	I	III
Lycopodium annotinum	1 II	I	II	I	—	—	I	—
Equisetum sylvaticum	—	12 V	1 IV	1 II	IV	—	IV	1 I
Melampyrum sylvaticum	—	—	III	—	IV	I	III	—
Equisetum pratense	II	I	I	II	—	II	—	2 II
Melampyrum pratense	I	II	I	—	—	II	—	—
Dryopteris carthusiana	—	IV	III	1 IV	IV	II	1 IV	III

Виды	Черничный	Сфагновый	Кисличный		Мелкопапоротниковый	Вейниково-костяничный	Неморально-травный	
			северные районы	южные районы			северные районы	южные районы
Orthilia secunda	2 II	III	III	III	II	1 IV	III	III
Pyrola minor	II	I	II	I	I	I	II	I
P. rotundifolia	—	I	II	I	—	II	2 II	I
Dryopteris austriaca	1 I	I	2 YI	—	III	—	II	—
Gymnocarpium dryopteris	—	1 II	4 IV	II	23 V	4 I	1 IV	II
Melica nutans	—	—	1 III	1 III	III	1 III	1 IV	1 III
Geranium sylvaticum	—	—	III	I	II	II	III	I
Cirsium heterophyllum	—	I	II	—	II	II	—	—
Rubus idaeus	1 II	—	I	7 V	I	4 III	II	5 IV
Urtica dioica	—	—	—	II	I	—	I	1 II
Chelidonium majus	I	—	—	III	—	I	I	III
Circaea alpina	—	—	I	I	I	—	I	1 II
Viola selkirkii	—	—	I	III	—	III	—	III
Athyrium filix-femina	—	—	—	I	I	—	II	I
Moehringia trinervia	—	—	—	II	—	—	—	—
Solidago virgaurea	—	I	IV	III	III	IV	IV	III
Deschampsia cespitosa	—	—	II	II	II	—	II	—
Fragaria vesca	II	I	1 IV	2 IV	IV	1 V	1 IV	1 IV
Vicia sylvatica	—	—	II	I	II	I	I	II
Poa nemoralis	I	—	—	II	I	II	I	II
Carex digitata	I	—	III	III	III	III	III	1 IV
Veronica chamaedrys	I	—	I	II	II	I	II	II
Paris quadrifolia	—	—	II	I	III	III	II	II
Hieracium murorum	—	—	II	I	III	I	I	—
Ranunculus borealis	—	I	I	—	I	I	II	—
Vicia sepium	—	I	I	II	I	II	III	II
Viola riviniana	—	—	I	—	I	—	II	I
V. canina	I	—	—	II	—	III	—	—
Angelica sylvestris	—	—	II	I	I	I	II	—
Crepis paludosa	—	—	II	—	II	II	I	—
Veronica officinalis	—	—	II	II	II	II	II	I
Stellaria holostea	—	I	1 IV	II	2 II	1 III	^{n}V	1 III
Aegopodium podagraria	—	I	3 IV	1 II	2 IV	2 III	10 V	3 III
Asarum europaeum	—	—	III	1 III	II	IV	6 IV	6 V
Lathyrus vernus	—	I	1 II	II	II	III	1 IV	1 III
Pulmonaria obscura	—	I	II	I	II	III	4 III	5 III
Dryopteris filix-mas	—	—	—	I	—	—	—	1 III
Viola hirta	—	—	I	I	I	I	—	III
Ajuga reptans	—	—	II	II	II	II	IV	III
Viola mirabilis	—	I	I	II	II	II	II	1 IV
Phegopteris connectilis	—	I	II	I	II	I	I	—
Glechoma hederacea	—	—	—	I	—	I	I	III
Myosotis sylvatica	—	—	—	—	—	—	I	II

Виды	Черничный	Сфагновый	Кисличный		Мелкопапоротниковый	Вейниково-костяничный	Неморально-травный	
			северные районы	южные районы			северные районы	южные районы
Carex rhizina	—	—	—	2 II	—	1 II	—	7 III
Geum urbanum	—	—	—	I	—	—	I	II
Actaea spicata	—	—	I	I	I	—	I	1 IV
Aconitum septentrionale	—	—	I	I	I	I	II	1 II
Viola epipsila	—	1 I	I	—	I	I	II	—
Trollius europaeus	—	II	I	—	—	I	II	—
Filipendula ulmaria	—	I	I	I	—	I	II	—
Ranunculus acris	—	—	I	I	II	—	—	—
Atragene sibirica	—	—	—	I	—	—	II	—
Galium boreale	—	—	—	I	—	I	—	II
Chamenerion angustifolium	II	—	—	I	I	I	—	I
Моховой ярус								
Hylocomium splendens	1 II	II	9 V	II	8 II	5 IV	6 IV	5 III
Pleurozium schreberi	55 V	2 III	7 III	5 III	4 IV	11 V	6 IV	7 III
Rhytidiadelphus triquetrus	—	—	4 III	I	II	II	5 III	1 I
Dicranum scoparium	—	I	1 III	II	III	II	II	I
D. polysetum	II	I	II	I	III	1 III	II	I
Polytrichum commune	2 III	2 III	I	I	II	—	I	I
Mnium cuspidatum	—	—	—	I	—	I	I	3 III
Eurhynchium pulchellum	—	—	I	I	II	I	II	I
Brachythecium starkei	—	—	I	I	—	—	—	1 II
Sphagnum girgensohnii	—	63 V	1 I	I	I	—	4 I	—

Примечание. Арабские цифры — среднее проективное покрытие, римские — классы постоянства. «—» — виды, которые не достигают второго класса постоянства ни в одной из колонок таблицы.

Ельник сфагновый. В понижениях рельефа, где грунтовые воды находятся близко к поверхности, в моховом ярусе ельников господствует *Sphagnum girgensohnii*. Древесный ярус в сфагновом ельнике сомкнутый, высотой 20 м и более. К ели обычно примешивается береза (*Betula pubescens*) и реже сосна. Пихта полностью отсутствует в древостое, но изредка встречается в подросте. Подрост ели обильный. В подлеске единственным обильным видом является рябина. В травяно-кустарничковом ярусе обильны и постоянны *Vaccinium myrtillus*, *Equisetum sylvaticum*, *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Vaccinium vitis-idaea*. Относительно постоянны *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*, *Dryopteris carthusiana*, *Orthilia secunda*. Среди этих видов нет ни одного, который был бы свойствен заболоченным лесам или болотам. *Equisetum sylvaticum* нередко рассматривают как индикатор обильного проточного увлажнения, но он широко распространен и нередко даже доминирует в мезофильных лесах и вполне может обходиться без обильного увлажнения. А. Д. Смирнова (1943) выделяла особую группу ассоциаций Piceeta equisetosa, в которой обильны неморальные виды, а виды заболоченных лесов полностью отсутствуют. Из характерных для заболоченных лесов и окраин болот видов в сфагновом ельнике только *Carex globularis* встречается с высоким постоянством, все другие — *Carex cinerea*, *C. disperma*, *Rubus humilifolius*, *R. arcticus*, *R. chamaemorus*, *Dryopteris cristata*, *Comarum palustre*, *Equisetum palustre*, *Viola epipsila* — встречаются редко.

Моховой ярус развит хорошо, в нем преобладает *Sphagnum girgensohnii*, имеется небольшая примесь *Polytrichum commune*, а на кочках и приствольных повышениях растут *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium*, *D. polysetum.* Эта ассоциация очень близка к ельнику сфагновому с Северо-Запада (Василевич, 1983).

Отличия по флористическому составу сфагновых ельников от незаболоченных еловых лесов не очень значительные, поэтому во многих работах по горным ельникам Центральной Европы они рассматриваются только как субассоциация какой-либо ассоциации еловых лесов.

Ельник кисличный. Для подзоны южной тайги основной ассоциацией на плакорах является ельник кисличный, к которому несколько южнее северной границы подзоны присоединяется ельник неморальнотравный, усиливающий свои позиции в лесах по направлению к югу.

Древостой ельника кисличного по сравнению с черничным характеризуется примесью пихты и значительным участием ее в подросте. Значительно выше в этой ассоциации участие березы (*Betula pendula*) и осины в древостое. В подросте появляются широколиственные породы, но их постоянство невелико. Подлесок более разнообразен по видовому составу, в нем появляются *Lonicera pallasii*, *L. xylosteum*, *Daphne mezereum.*

В травяно-кустарничковом ярусе возрастает обилие *Dryopteris austriaca*, появляются виды более богатых лесов: *Melica nutans*, *Geranium sylvaticum*, *Paris quadrifolia*, некоторые неморальные травянистые виды (*Stellaria holostea*, *Phegopteris connectilis*, *Asarum europaeum*). Ряд таежных видов, свойственных черничникам, сохраняет свои позиции (*Maianthemum bifolium*, *Linnaea borealis*, *Luzula pilosa*, *Vaccinium vitis-idaea*). Все это свидетельствует о более высоком уровне богатства почвы по сравнению с черничными ельниками. Только присутствие *Equisetum sylvaticum* указывает на некоторое увеличение увлажнения, но его экологическая амплитуда распространяется очень далеко в сторону свежих почв.

Ельники кисличные Кировской обл. из северных и южных районов имеют заметные отличия во флористическом составе сообществ. В связи с этим таблица была разделена нами на 2 части: кисличники из северных районов (Подосиновский, Опаринский, Мурашинский, Нагорский) и кисличники из южных районов (от широты г. Кирова). Эти 2 выборки не слишком велики по числу описаний, и к результатам их сравнения нужно относиться с осторожностью.

В кисличниках южных районов увеличивается доля пихты и сосны в древостое, но падает участие березы и осины. В подросте существенных изменений нет, за исключением того, что на юге снижается обилие ели. В подлеске в обоих районах наиболее обильным и постоянным видом является *Sorbus aucuparia.* Только на севере встречаются, но с невысоким постоянством *Ribes pubescens*, *Rosa acicularis*, *Lonicera pallasii.* В кустарниковом ярусе более четко проявляется восточное положение вятских ельников, так как *Rosa acicularis* и *Lonicera pallasii* — виды сибирские.

В травяном ярусе сохраняют неизменными высокое обилие и постоянство многие бореальные виды: *Maianthemum bifolium*, *Luzula pilosa*, *Dryopteris carthusiana*, *Vaccinium myrtillus*, *Orthilia secunda*, *Solidago virgaurea*, *Melica nutans.* С невысоким постоянством на юге и на севере встречаются *Lycopodium annotinum*, *Galium odoratum*, *Carex digitata*, *Ajuga reptans*, *Hieracium murorum*, *Angelica sylvestris*, *Veronica officinalis*, *Pyrola rotundifolia*, *Vicia sylvatica.* Некоторые бореальные виды явно чаще встречаются в кисличниках северных районов — *Trientalis europaea*, *Equisetum sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Rubus saxatilis*, *Calamagrostis obtusata*, *Linnaea borealis*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Melampyrum sylvaticum.*

Видов, повышающих свое постоянство в кисличниках южных районов, сравнительно немного. К ним относятся нитрофиты (*Rubus idaeus*, *Urtica dioica*, *Chelidonium majus*), а также ряд видов лесо-луговых бореальных — *Vicia sepium*, *Equisetum pratense*, *Viola canina.* Из чисто таежных видов становится более постоянной на юге *Viola selkirkii.*

Что касается неморальных видов, то описания с большим их числом и высоким покрытием отнесены к неморальнотравным ельникам, поэтому их немного в обеих

группах описаний. Бóльшая часть этих видов сохраняет свое постоянство — *Asarum europaeum*, *Lathyrus vernus*, *Pulmonaria obscura*, *Viola hirta*, *V. mirabilis.* Ряд неморальных видов даже снижает свое постоянство и обилие на юге области — *Stellaria holostea*, *Aegopodium podagraria*, *Phegopteris connectilis.*

Эти различия между кисличниками северных и южных районов довольно значительны, и вполне обоснованно можно говорить о 2 вариантах ассоциации, а западноевропейские геоботаники, сторонники флористической классификации, могли бы в этом случае выделить разные ассоциации.

Кисличники северных районов, как и бóльшая часть южных, находятся в подзоне южной тайги, и проведенное здесь деление кисличников не совпадает с подзональным делением таежной зоны европейской части России.

Моховой покров значительно хуже развит на юге, чем на севере. К югу падают обилие и встречаемость основных видов мхов: *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*, *Rhytidiadelphus triquetrus.* Только *Pleurozium schreberi* сохраняет свое обилие.

Ельник костянично-вейниковый. Эта ассоциация выделена на основании преобладания в травяном ярусе *Rubus saxatilis* или *Calamagrostis arundinacea.* В северных районах области в лесах широко распространен также *Calamagrostis obtusata*, на что указывала А. Д. Смирнова (1943). В наших гербарных сборах этот вид попадается, но так как большинство экземпляров вейника встречаются под пологом леса в вегетативном состоянии, не было возможности давать оценки обилия для этих видов по отдельности. В таблицах приведен только *C. arundinacea.*

Эта ассоциация отличается несколько более разреженным древесным ярусом, что и определяет высокое обилие вейника и костяники. Бореальные виды (*Oxalis acetosella*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Dryopteris carthusiana*, *Linnaea borealis*, *Melampyrum sylvaticum*) здесь имеют довольно низкое покрытие и постоянство в травяно-кустарничковом ярусе, а *Lycopodium annotinum* и *Equisetum sylvaticum* полностью отсутствуют. Постоянна *Fragaria vesca.* Среди ельников в этой ассоциации имеют фитоценотический оптимум *Orthilia secunda*, *Solidago virgaurea*, *Convallaria majalis.* Из неморальных травянистых видов встречаются *Stellaria holostea*, *Asarum europaeum*, *Aegopodium podagraria*, *Lathyrus vernus*, *Pulmonaria obscura.*

Видовой состав ассоциации свидетельствует о том, что она развивается в тех же местообитаниях, что и ельник кисличный. Все различия определяются меньшей сомкнутостью крон деревьев. Подобные ельники неоднократно описывали в разных частях ареала еловых лесов в Европейской России и в Центральной Европе, где они широко распространены в Карпатах.

Ельник неморальнотравный. Эта ассоциация выделена по обилию в травяном ярусе неморальных травянистых видов (их суммарное покрытие не менее 10 %). Кроме этих видов, в этой ассоциации нет ни одного вида, который имел бы высокое постоянство и отсутствовал бы в кисличниках. Впервые неморальнотравные ельники выделил Ю. Д. Цинзерлинг (1932) на территории северо-запада Европейской России. Это синтаксономическое решение не получило широкого признания среди геоботаников. Очень часто такие ельники делят на ряд ассоциаций по доминирующим неморальным видам — ельник звездчатковый, ельник снытевый, ельник медуницевый и т. д., но никаких серьезных отличий по флористическому составу или условиям среды между этими ассоциациями из их описаний в литературе выявить не удается. Неморальные травянистые виды образуют крупную группу фитоценотически замещающих видов, имеющих фитоценотический оптимум в одних и тех же условиях среды, и преобладание одного из них определяется случайными обстоятельствами.

Аналогично ельнику кисличному неморальнотравные также были разделены на ельники северных и южных районов. При сравнении ельников из этих районов нужно учитывать, что северные расположены главным образом в плакорных условиях, а южные — на крутых склонах в долину р. Вятки и ее притоков.

Наиболее существенное отличие ельников южных районов — увеличение роли пихты в древостое. В отдельных случаях пихта преобладает в древостое, но отдельно

пихтарники не выделялись. На юге несколько снижается участие осины и березы (*Betula pendula*) в древостое. Эти изменения идут параллельно в кисличном и неморальнотравном ельниках.

На юге пихта становится наиболее обильным видом в подросте, ель также несколько усиливает свои позиции. Но снижается обилие в подросте *Sorbus aucuparia* и *Rosa acicularis*, а *Lonicera pallasii* на юге полностью отсутствует. Эти сибирские кустарники, как и в кисличниках, значительно лучше чувствуют себя на севере. На юге падает постоянство *Daphne mezereum.* По-видимому, оптимум для этого вида находится в южной тайге. Другой южнотаежный вид кустарников — *Lonicera xylosteum* сохраняет свое постоянство в обоих регионах. Основной особенностью подлеска южных районов области является высокая встречаемость и обилие *Euonymus verrucosa*, который полностью отсутствует на севере.

В травяном ярусе самым обильным видом остается *Oxalis acetosella*, хотя ее среднее покрытие по сравнению с кисличниками несколько снижается. *Stellaria holostea*, обилие которой выше, чем в кисличниках, снижает его к югу. Видимо, это более северный неморальный вид. На юге Республики Коми *Stellaria holostea* распространена наиболее широко (Дегтева и др., 2001). К югу снижается покрытие и постоянство и *Aegopodium podagraria.* Этот вид также идет далее на север от остальных неморальных видов. В мелколиственных лесах северо-запада России нередки сообщества с доминированием сныти, но без других неморальных видов на границе южной и средней тайги (Василевич, 2000).

Galium odoratum и *Phegopteris connectilis* не реагируют на различия в условиях среды кисличников и неморальнотравных ельников, но их постоянство низко в обоих случаях.

Более высокие обилие и постоянство в неморальнотравном ельнике имеют *Lathyrus vernus*, *Pulmonaria obscura*, *Dryopteris filix-mas*, *Viola hirta*, *V. mirabilis*, *Geum urbanum*, *Glechoma hederacea.* Достаточно постоянна *Myosotis sylvatica*, отсутствующая в кисличниках.

Из бореальных лесных видов сохраняют высокое покрытие и постоянство в этой ассоциации *Maianthemum bifolium*, *Melica nutans*, *Rubus saxatilis*, *Calamagrostis arundinacea* (*C. obtusata*), *Luzula pilosa*, *Dryopteris carthusiana*, *Carex digitata*, *Orthilia secunda.* Покрытие и постоянство других бореальных видов в неморальнотравном ельнике по сравнению с кисличным падают: *Trientalis europaea*, *Lycopodium annotinum*, *Linnaea borealis*, *Vaccinium myrtillus.*

Происходит весьма значительная перестройка видового состава сообществ, которая затрагивает не только те виды, которые были использованы в качестве критерия деления. Видовой состав становится более неморальным, а бореальные травянистые виды отступают на второй план.

Так же как в кисличниках, заметны различия между северными и южными неморальнотравными ельниками. Они идут довольно параллельно изменениям в кисличниках. На юге исчезают *Dryopteris austriaca*, *Atragene sibirica*, *Melampyrum sylvaticum*, *Trientalis europaea*, снижаются обилие и постоянство *Equisetum sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Calamagrostis obtusata*, *Linnaea borealis*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Geranium sylvaticum*, *Pyrola rotundifolia.* На юге появляется *Carex rhizina*, которая нередко становится довольно обильной; ее покрытие иногда достигает 20 %. Растет постоянство нитрофильных видов (*Rubus idaeus*, *Urtica dioica*, *Chelidonium majus*), а также *Circaea alpina*, *Viola hirta*, *V. selkirkii*, *V. mirabilis*, *Equisetum pratense*, *Convallaria majalis.*

В моховом ярусе различия между кисличными и неморальнотравными ельниками невелики. Основными видами являются *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и *Rhytidiadelphus triquetrus.* Среднее покрытие мохового яруса в обеих ассоциациях составляет около 25 %. В неморальнотравных ельниках, как и в кисличных, к югу снижаются покрытие и постоянство *Rhytidiadelphus triquetrus*, исчезает *Sphagnum girgensohnii*, возрастают обилие и постоянство *Mnium cuspidatum* и *Brachythecium starkei.*

При проведении классификации всегда встает вопрос, каким критериям деления придать больший вес. В западноевропейской флористической классификации ассоциации имеют довольно узкие географические ареалы, определяемые исчезновением или появлением одного или небольшого числа диагностических (дифференциальных) видов. В данном случае можно было бы взять в качестве таких видов *Carex rhizina* и *Euonymus verrucosa* и выделить южные неморальнотравные ельники в особую ассоциацию. *E. verrucosa* встречается очень широко в хвойно-широколиственных лесах, а *C. rhizina* — евросибирский, преимущественно неморальный вид, который растет в сухих лиственных, смешанных, еловых, сосновых лесах, на опушках, склонах, остепненных лугах. Он обычно приурочен к хорошо дренированной рыхлой почве, нередко встречается на карбонатной и по известняковым обнажениям. В южной половине Московской обл. *C. rhizina* нередко доминирует в травяном покрове широколиственных лесов, растущих в местах близкого залегания известняков (Алексеев, Вахрамеева, 1980). На склонах в долине р. Вятки известняки нередко располагаются близко к поверхности, что и определяет обилие этого вида в еловых лесах.

Елово-широколиственные леса. Эти леса весьма разнообразны. Лучше всего они изучены в Подмосковье, где выделено большое число ассоциаций, отличающихся по составу древесного яруса (ельники с дубом, ельники с липой), по преобладающим видам в подлеске и подросте и по доминантам травяного яруса (Рысин, 1979; Савельева, 2000). Насколько серьезно отличаются друг от друга такие ассоциации по условиям среды, по положению в сукцессионных рядах, сказать трудно. Скорее всего, в этой ситуации наблюдается значительная фитоценотическая замещаемость как широколиственных древесных и кустарниковых видов, так и видов травяного яруса. Выявить все эти мелкие ассоциации на юге Кировской обл. не представляется возможным из-за небольшого числа описаний.

Имеющаяся группа описаний елово-широколиственных лесов довольно однородна. При господстве ели в древесном ярусе имеется постоянная примесь липы, которая постоянна в подросте, а в некоторых описаниях она обильна. Дуб почти совершенно отсутствует, хотя в южных районах области имеются дубравы, как в пойме р. Вятки, так и на водоразделах. В подросте довольно постоянны и обильны ель, пихта и клен. В подлеске постоянен и иногда обилен *Euonymus verrucosa*, постоянны *Sorbus aucuparia*, *Lonicera xylosteum*. Все эти описания можно отнести к липовым раменям по Фокину (1929), а орешниковые рамени найдены не были. Возможно, что за истекшие 70 лет хвойно-широколиственные леса юга Кировской обл. сильно изменились, но существование отдельной подзоны орешниковых раменей не подтверждается нашими данными.

Бóльшая часть описаний елово-широколиственных лесов характеризуется преобладанием неморальных видов в травяном ярусе. В качестве доминантов выступают *Carex pilosa*, *Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea*, *Asarum europaeum*. В этой группе описаний постоянно встречаются *Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea*, *Asarum europaeum*, *Pulmonaria obscura*, *Dryopteris filix-mas*, *Galium odoratum*, *Glechoma hederacea*, *Viola mirabilis*, *Lathyrus vernus*. Постоянных видов очень много, что свидетельствует о высокой однородности этой группы описаний. Из бореальных видов постоянна лишь *Rubus saxatilis*. Бореальные травянистые виды не играют какой-либо заметной роли в строении сообществ этой группы.

В 2 описаниях с господством ели в древостое травяной ярус отличается почти полным отсутствием неморальных видов. Очень низко обилие *Euonymus verrucosa*, а *Corylus avellana* совершенно отсутствует. В травяном ярусе доминирует *Oxalis acetosella* или *Vaccinium myrtillus*, обильны *Maianthemum bifolium*, *Calamagrostis arundinacea*. Только обилие в подросте липы и клена говорит о том, что это хвойно-широколиственный лес.

В 3 описаниях в древостое преобладает пихта, а примесь липы очень мала. Широколиственные породы (липа, клен) обильны в подросте. Особенностью этой группы описаний является высокое покрытие подроста *Ulmus glabra*. В подлеске постоянна, но не очень обильна *Corylus avellana*. Травяной ярус очень близок по

составу к травяному ярусу липовых ельников, в нем преобладают неморальные виды. Все 3 описания были сделаны в 3 км к северу от г. Малмыжа, на ровном высоком плато. Это место находится недалеко от границы Татарстана, где пихтарники были детально исследованы В. С. Порфирьевым (1947). Б. Д. Жилкин (1928), который работал несколько южнее, в Мамадышском р-не Татарстана, считал Piceetum tiliosum самым распространенным типом леса в этом районе.

Во всех описаниях елово-широколиственных лесов моховой ярус развит очень слабо. Встречаются лишь небольшие куртинки *Rhytidiadelphus triquetrus* и *Mnium cuspidatum.* В пихтарниках напочвенных мхов выявлено не было.

Е. Л. Любарский (1962), который работал в близко расположенных районах Южной Удмуртии, считает коренным типом леса Abiegno-Piceetum herboso-oxalidosum. При выборочной рубке крупномерных хвойных он переходит в Abiegno-Piceetum tiliosum или Tilieto-Abiegno-Piceetum herbosum. Формирование молодых липняков на вырубке пихтово-еловых лесов с липовым подлеском мы наблюдали неоднократно на юге области.

В традиционной русской эколого-фитоценотической классификации лесной растительности по каждому преобладающему древесному виду выделяют особую формацию. В отношении бедных видами бореальных лесов Евразии этот принцип в целом себя оправдывает, хотя ассоциации с одинаковым или очень близким составом нижних ярусов нередко встречаются в разных формациях. Это послужило основанием для Каяндера выделять типы леса только по сходству нижних ярусов, не принимая во внимание древесные породы. При классификации горных бореальных лесов Центральной Европы геоботаники, работающие на основе флористических принципов классификации растительности, во многих случаях рассматривают еловые и пихтовые (из *Abies alba*) леса в рамках разных ассоциаций, хотя и относящихся к одному союзу. В этом случае имеет немаловажное значение то, что пихта и ель достаточно сильно отличаются друг от друга как по ареалам, так и по экологии. Оба вида пихты (*Abies sibirica* и *A. alba*) более теплолюбивые, чем ели (*Picea abies* и *P. obovata*). Сибирская пихта на востоке Европейской России появляется лишь в подзоне средней тайги, а европейская пихта встречается лишь в нижней части пояса еловых лесов в горах и образует смешанные леса с буком в ниже расположенном буковом поясе.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-49629).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д., Юрковская Т. К. Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. Л., 1989. 64 с.

Алексеев Ю. А., Вахрамеева М. Г. Осока // Биол. Флора Моск. обл. 1980. Вып. 6. 221 с.

Василевич В. И. О растительных ассоциациях ельников Северо-Запада // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 12. С. 1604—1613.

Василевич В. И. Мелколиственные леса северо-запада Европейской России: циклы растительных ассоциаций // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 2. С. 46—53.

Дегтева С. В., Железнова Г. В., Пыстина Т. Н., Шубина Т. Н. Ценотическая и флористическая структура лиственных лесов европейского Севера. СПб., 2001. 269 с.

Жилкин Б. Д. Лубянское учебно-опытное лесничество Татреспублики. Казань, 1928. 252 с.

Зубарева Л. А. Растительный покров // Прир., хоз., экология Кировской обл. Киров, 1996. С. 222—264.

Исаченко Т. И., Лавренко Е. М. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 10—20.

Карпенко А. С. Камско-печорско-западноуральские темнохвойные леса // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 99—101.

Клиросова В. П. Растительность // Природа Кировской области. Киров, 1967. С. 180—235.

Любарский Е. Л. Ельник-кисличник и его производные в южной Удмуртии // Бот. журн. 1962. Т. 62. № 10. С. 1503—1510.

Нешатаев Ю. Н. Краткий очерк растительности бассейна р. Весляны // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. 1950. Вып. 23. С. 86—91.
Нешатаев Ю. Н. Растительность и геоботанические районы Северных Увалов и Камской впадины // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. 1952. Вып. 31. С. 172—178.
Определитель растений Кировской области. Ч. 1. Киров, 1975. 256 с.
Порфирьев В. С. К познанию пихтовых ценозов Татарской АССР // Уч. зап. Казан. пед. ин-та. 1947. Вып. 5. С. 17—33.
Рысин Л. П. Типы леса восточного Подмосковья // Леса восточного Подмосковья. М., 1979. С. 39—125.
Савельева Л. И. Типы хвойных лесов Подмосковья // Динам. хвойных лесов Подмосковья. М., 2000. С. 33—66.
Смирнова А. Д. К вопросу о структуре еловых лесов Приветлужья // Уч. зап. Горьков. унт-та. 1936. Вып. 5. С. 119—134.
Смирнова А. Д. Типы лесов крайнего севера Кировской области // Бот. журн. 1943. Т. 28. № 5. С. 171—180.
Смирнова А. Д. Типы еловых лесов крайнего севера Кировской области. I // Уч. зап. Горьков. ун-та. 1951. Вып. 19. С. 195—223.
Смирнова А. Д. Типы еловых лесов крайнего севера Кировской области. II // Уч. зап. Горьков. ун-та. 1954. Вып. 25. С. 191—226.
Фокин А. Д. Краткий очерк растительности Вятского края // Вятский край. Вятка, 1929. С. 1—20.
Фокин А. Д. Три года работы геоботанического отряда Вятской почвенной экспедиции // Вятское хоз-во. 1930. № 2—3. С. 1—32.
Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова северо-запада европейской части РСФСР // Тр. геоморфол. ин-та. 1932. Вып. 4. 377 с.
Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.
Шенников А. П. Геоботанические районы Северного края // Матер. 2-й конф. по изуч. произ. сил Северного края. Архангельск, 1933. С. 10—96.

SUMMARY

The area of Kirov Region belongs to the Ural-Western-Siberian geobotanical province, namely to its Kama-Pechora-Western-Ural subprovince. The vegetation cover of the western (lowland) part of this subprovince is not yet sufficiently studied. The present paper gives the first classification of spruce forests in Kirov Region. Six plant associations were distinguished: Piceetum myrtillosum, P. sphagnosum, P. oxalidosum, P. calamagrostidosum, P. nemoriherbosum, P. tiliosum. All these associations are very similar to respective associations in Eastern-European provinces located more westerly. There are significant distinctions in Piceetum oxalidosum and P. nemoriherbosum located in the southern part of the region from those located in its northern part.

УДК 630.174.752 + 630.182 (571.6 + 520)

© П. В. Крестов,[1] Ю. Накамура,[2] В. П. Верхолат[1]

СИНТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЛЕСОВ ИЗ *PICEA GLEHNII* — РЕДКИХ ЭКОСИСТЕМ ОСТРОВНОГО СЕКТОРА ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

P. V. KRESTOV, Yu. NAKAMURA, V. P. VERKHOLAT. SYNTAXONOMICAL DIVERSITY OF *PICEA GLEHNII* FORESTS, RARE ECOSYSTEMS OF INSULAR EASTERN ASIA

[1] Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Тел. 7-4232-310405
Факс 7-4232-310193
E-mail: krestov@vtc.ru
[2] Tokyo University of Agriculture, Faculty of Regional Environmental Science, Sakuragaoka 1-1-1
Setagaya-ku, Tokyo, Japan 156-0054
Tel. 81-3-5477-2266
Fax 81-3-5477-2617
E-mail: yunaka@nodai.ac.ip
Поступила 10.11.2002

На основе 67 геоботанических описаний сообществ *Picea glehnii* (ели Глена) с островов Сахалин, Кунашир и Хоккайдо проведена их классификация по методу Браун-Бланке. Ельники Глена отнесены к ассоциации Piceetum glehnii (с 2 субассоциациями и 2 вариантами) и ассоциации Lysichito-Piceetum glehnii (с 4 вариантами) союза Piceion jezoensis порядка Abieti-Piceetalia класса Vaccinio-Piceetea. Ценофлора ельников Глена (200 видов сосудистых растений) характеризуется большой долей видов (108), распространенных в оронеморальных и оробореальных высотных поясах Восточно-Азиатской флористической области, из которых 60 видов не выходят за пределы островного сектора области (Сахалин, Курилы, Япония). На основе анализа ареала, экологических адаптаций ели Глена и ординации ее сообществ по эдафотопам и видовому составу ельники Глена отнесены к классу редких сообществ и категории реликтовых сообществ, ареал которых сокращается в результате замещения сообществами из аянской ели сахалинской пихты на зональных местообитаниях в современных климатических условиях.

Ключевые слова: Сахалин, Хоккайдо, синтаксономия, ель Глена, редкое растительное сообщество, бореальные леса, Piceetum glehnii, Lysichito-Piceetum glehnii.

Picea glehnii,[1] одна из самых самобытных елей секц. *Eupicea*, распространена в островной части северо-восточной Азии (рис. 1). Основная часть ареала приходится на о-ва Кунашир и Хоккайдо, за исключением п-ова Ошима. Отдельные массивы находятся в северной части ареала — на о-вах Итуруп, Шикотан и Сахалин, а в южной части ареала имеется одно реликтовое изолированное местообитание на горе Хаяшина (1915 м над ур. м.) в северо-восточной части о-ва Хонсю (Ishizuka, 1961; Matsuda et al., 1978). В пределах ареала сообщества ели Глена распространены на азональных местообитаниях в условиях, часто выходящих за пределы толерантности основных зональных лесообразователей, — *Picea jezoensis* и *Abies sachalinensis*.

[1] Ввиду существования больших разногласий между японскими и российскими таксономистами во избежание использования двойных названий для одних и тех же видов все названия сосудистых растений в данной работе даются по: K. Ito et al. (1985), мхов — по: М. С. Игнатов, О. М. Афонина (1992), лишайников — по: Определителю лишайников СССР (1971—1998).

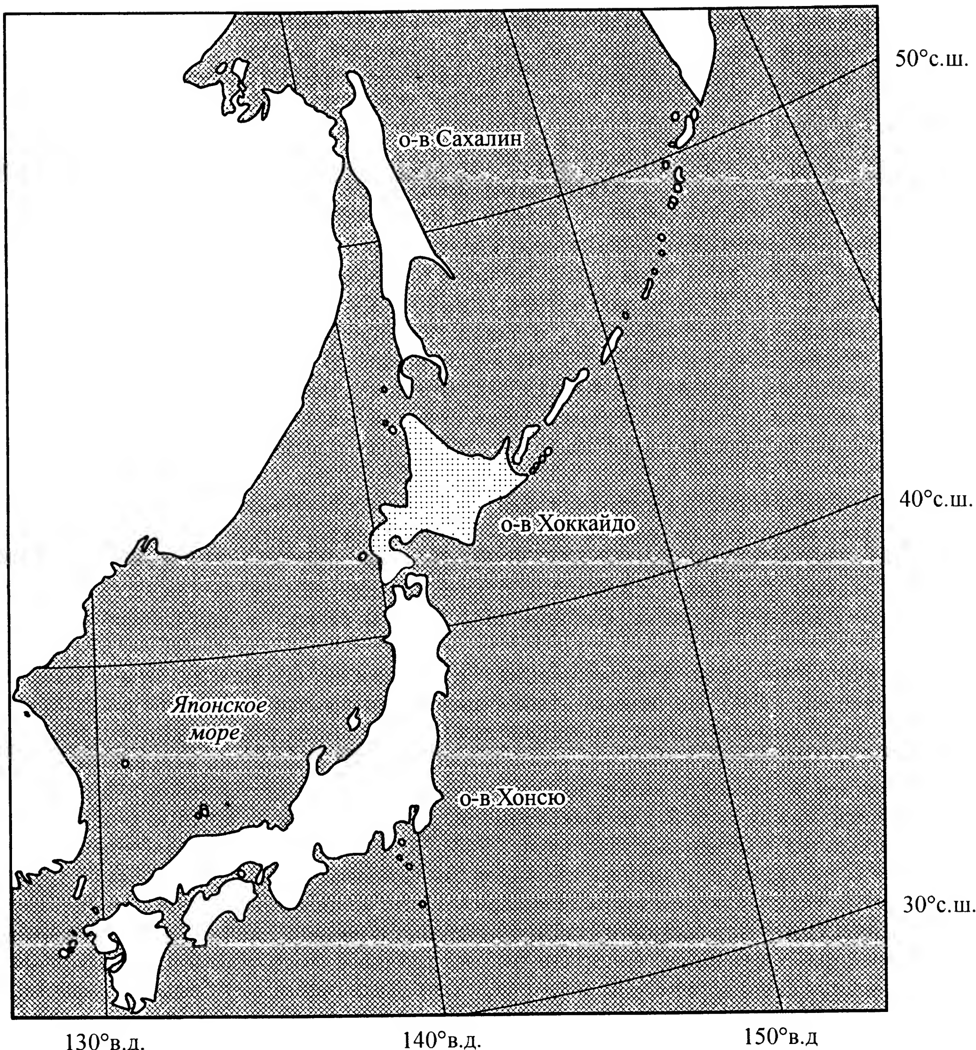


Рис. 1. Ареал *Picea glehnii.*

Ограниченный ареал и характер его динамики, спорадическое распространение внутри ареала, уникальный комплекс адаптаций к суровым эдафо-климатическим условиям и эколого-флористическое своеобразие сообществ из ели Глена позволяют рассматривать их как редкие сообщества (Крестов, 2002).

Фрагментарное распространение лесов из ели Глена в российской части ареала и их незначительная доля в лесном хозяйстве фактически привели к выпадению данного объекта из поля зрения российских исследователей на долгое время. Впервые более или менее полное представление о ельниках Глена в России стало возможным получить из работ В. А. Шафрановского (Шафрановский, 1987; Шафрановский, Андреев, 1989, 1991), давшего исчерпывающую лесоводственную характеристику сообщества на Сахалине и Кунашире, в рамках проектов отдела леса БПИ ДВО РАН под руководством Ю. И. Манько (1987). Фитосоциологическая классификация ельников Глена как составной части темнохвойных бореальных лесов северо-восточной Азии была разработана П. В. Крестовым и Ю. Накамурой (Krestov, Nakamura, 2002).

Отнесение сообщества к разряду редких предусматривает более полное и всестороннее исследование экологии, структуры и разнообразия сообществ в границах всего

ареала (Крестов, 1996). Цель данной работы — анализ синтаксономического разнообразия ельников Глена Дальнего Востока, а основные задачи: 1) классификация, 2) анализ видового разнообразия и 3) установление созологической значимости сообществ.

Материал и методика

Базу данных составили геоботанические описания, из которых 18 выполнено Крестовым в 1999—2001 гг. на о-ве Сахалин в бассейне р. Мерея и в Муравьевской низменности, 7 — В. П. Верхолат в 1974 г. на о-ве Кунашир и 27 — Ю. Накамурой на о-ве Хоккайдо в 1985—1987 гг., а также 15 опубликованных описаний с о-ва Кунашир (Шафрановский, 1987). Работа выполнялась по стандартным методикам на пробных площадях размером от 400 до 2500 м^2 с наиболее полным охватом различных типов местообитаний. Геоботанические описания, полученные из литературных источников, были проверены на полноту с помощью массива данных, полученных авторами.

Для анализа флористического состава сообществ ели Глена была использована база данных, включающая свыше 26 000 наименований (принятых и синонимов) сосудистых растений с информацией по распространению по принятым в сводках флористическим районам, жизненной форме, синонимам и экологии видов на территории Дальнего Востока, Сибири, Монголии и северо-запада Северной Америки.

Фитосоциологическая классификация осуществлена по методу Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964). На первом этапе описания были сгруппированы во флористически однородные группы с помощью двунаправленного индикаторного анализа (TWINSPAN, Hill 1979). Далее для каждой группы была построена валовая таблица, показывающая значимость видов во всех описаниях в группе. Описания в группах сравнивались между собой для выяснения интегрированности группы с помощью индекса сходства Съеренсена (Sørensen, 1948). Дифференцирующая таблица, показывающая встречаемость и значимость видов, была использована для сравнения групп между собой. На следующем этапе предварительные валовые таблицы, совмещенные с экологическими параметрами местообитаний, показали, являются ли группы, однородные флористически, однородными по условиям местообитания. Противоречивые описания были перенесены в группы, с которыми они имеют большее сходство. Было проверено, существуют ли диагностические группы видов среди групп с высокими показателями флористического сходства. При отсутствии диагностических видов сходные группы были слиты. Каждая группа была отнесена к определенному уровню иерархии: ассоциации, субассоциации или варианту. Выделенные единицы растительности получили наименование в соответствии с Кодом фитосоциологической номенклатуры (Weber et al., 2000). На основе принятой иерархии групп была построена диагностическая таблица с помощью программы VTab Ecosystem Reporter (Emanuel, 1999).

Для ординации выделенных единиц растительности на основе полной диагностической таблицы использовался ненаправленный корреспондентный анализ (detrended correspondence analysis), предложенный М. О. Hill и Н. G. Gauch (1980). Для показа взаимного расположения сообществ ели Глена и зональных елово-пихтовых и пихтово-еловых сообществ использовалась база данных (более 500 описаний) для всего ареала темнохвойных лесов Дальнего Востока (Krestov, Nakamura, 2002). Для ординации выделенных единиц растительности по эдафотопам использовалась эдафическая сетка П. С. Погребняка, методические аспекты построения которой подробно изложены в отечественной и зарубежной литературе (Погребняк, 1954; Крылов, 1984; Pojar et al., 1987; Klinka et al., 1989; Крестов, 1993; Krestov et al., 2001).

Эколого-биологические свойства ели Глена

Ель Глена — хвойное вечнозеленое дерево, достигающее 20—30 (40) м в выс. и 50—60 (150) см в диам., максимальные размеры отмечены в центральной части Хоккайдо у верхней границы леса (Hayashi, 1969). Вид однодомный, цветение в мае—июне, плодоношение в октябре, анемохор, число семян в 1 кг у хоккайдской популяции варьирует от 326 до 340 тыс. шт. (Hayashi, 1969): способен к вегетативному размножению путем укоренения нижних ветвей (Шафрановский, Андреев, 1987). Обладает широкой экологической амплитудой, произрастает в высотных пределах от 5 до 1460 м над ур. м. в основном на подзолах, глеевых почвах и торфяниках, подстилаемых андезитами, гранитами, липаритами, песчаниками и кристаллическими сланцами. Однако, будучи неустойчивой к конкуренции *Picea jezoensis* и *Abies sachalinensis* на зональных местообитаниях, ель Глена чаще образует насаждения в экстремальных по многим параметрам условиях: сухие склоны, переувлажненные кислые почвы вокруг болот, россыпи ультраосновных пород, отложения вулканических материалов на верхней границе леса в субальпийском поясе вокруг действующих сольфатар. При этом наиболее обильный и здоровый подрост все же характерен для зональных местообитаний, занятых елово-пихтовыми лесами (Шафрановский, Андреев, 1989).

Климатические условия в местах произрастания ели Глена характеризуются следующими показателями: среднегодовая температура от +3.8 до +8.5 °С, тепловой индекс Кира (Kira, 1977) от 15 до 55 (что соответствует бореальной и северной подзоне умеренной растительной зоны), среднегодовое количество осадков от 800 до 1500 мм. Основные характеристики климата по метеостанциям приведены в табл. 1.

Фитосоциологическая классификация ельников Глена

Иерархическая система синтаксонов сообществ ели Глена включает 2 ассоциации, 3 субассоциации и 6 вариантов. Все сообщества отнесены к союзу Piceion jezoensis Suzuki-Tokio ex Jinno et Suzuki, 1973 — бореальные леса островной части Дальневосточной Азии, порядку Abieti-Piceetalia Miyawaki et al., 1968 — бореальные леса Дальневосточной Азии, классу Vaccinio-Piceetea Br.-Bl. in Br.-Bl. et al., 1939 — циркумбореальные леса. Продромус выделенных единиц растительности включает:

Класс Vaccinio-Piceetea Br.-Bl. in Br.-Bl. et al., 1939
Порядок Abieti-Piceetalia Miyawaki et al., 1968
Союз Piceion jezoensis Suzuki-Tokio ex Jinno et Suzuki, 1973
Асс. Piceetum glehnii Suzuki-Tokio ex Nakamura in Miyawaki, 1988
Субасс. Piceetum glehnii typicum Krestov et Nakamura, 2002
Субасс. Piceetum glehnii rhododendretosum brachycarpi Nakamura in Miyawaki, 1988
вариант 1bl. typicum
вариант 1b2. Ilex sugerokii
Асс. Lysichito-Piceetum glehnii Krestov et Nakamura, 2002
вариант 2al. typicum
вариант 2a2. Carex middendorffii
вариант 2a3. Carex pseudololiacea
вариант 2a4. Carex schmidtii

Ассоциация Piceetum glehnii характеризуется видами *Picea glehnii*, *Menziesia pentandra* и *Pogonia japonica* (табл. 2). Сообщества ассоциации распространены на о-вах Кунашир и Хоккайдо, они встречаются на горных склонах и хорошо дренированных равнинах, где приурочены к местообитаниям различного генезиса: песчаным дюнам, вулканическим скалам, россыпям ультраосновных пород, вокруг сольфатар и у верхней границы леса. В сообществах доминирует *Picea glehnii* (проективное покрытие 40—60 %), *P. jezoensis* (до 10 %) и *Abies sachalinensis* (10—40 %). Кустарниковый ярус хорошо развит и представлен *Menziesia pentandra*, *Vaccinium ovalifolium*, *V. smallii* и *Sasa kurilensis*. В травяном ярусе единично встречаются *Vaccinium*

ТАБЛИЦА 1

Основные характеристики климата в пределах ареала *Picea glehnii*

Метеостанция	Широта	Долгота	Средняя температура, °С			Среднегодовое количество осадков, мм
			года	холодного месяца	теплого месяца	
Мыс Крильон (Сахалин)	46 °N	142 °E	3.8	−7.6	15.9	960
Курильск (Кунашир)	45 °N	148 °E	4.3	−7.2	16.0	1040
Окедо (Хоккайдо)	44 °N	144 °E	5.7	−9.3	20.2	910
Ширатаки (Хоккайдо)	44 °N	143 °E	5.2	−9.5	19.5	981

Примечание. Все станции расположены в нижнем горном поясе в интервале высот 10—100 м над ур. м.

praestans, *Lycopodium obscurum*, *Cornus canadensis*, *Oxalis acetosella*. Мохово-лишайниковый ярус слабо развит и характеризуется преобладанием *Pleurozium schreberi*.

В ассоциации выделено 2 субассоциации. Сообщества Piceetum glehnii typicum характерны для горных склонов северной части ареала (Кунашир, Итуруп, Сахалин, северная часть Хоккайдо) и для субальпийских ельников горного массива Тайсецу на Хоккайдо. Сообщества развиваются в микротермных мезофитных условиях, а по видовому составу и структуре более всего приближаются к зональной растительности данной территории — елово-пихтовым лесам (Krestov, Nakamura, 2002). Сообщества Piceetum glehnii rhododendretosum brachycarpi распространены только в нижнем и среднем горных поясах, но на хорошо дренированных, сухих склонах и на отложениях рыхлых материалов, среди которых в большинстве случаев преобладают вулканиты (тефра, вулканогенные обвалы и сели) и аллювий. Субассоциация характеризуется видами *Rhododendron brachycarpum*, *Arachniodes mutica* и *Vaccinium inokumai* (табл. 2). В верхнем пологе доминирует *Picea glehnii*, но чаще под пологом встречаются угнетенные деревья *Abies sachalinensis*. В кустарниковом ярусе преобладают *Rhododendron brachycarpum*, *Vaccinium inokumai*, *V. ovalifolium* и *Acanthopanax sciadophylloides*. Травяной покров, как правило, слабо развит, но его образуют виды сухих местообитаний: *Diphasiastrum complanatum*, *Orthilia secunda* и *Vaccinium vitis-idaea*. Обычны также *Arachniodes mutica*, *Streptopus streptopoides* и *Coptis trifolia*. Ярус мхов хорошо развит и представлен *Pogonatum japonicum*, *Dicranum scoparium*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*. Сообщества наиболее сухих местообитаний у верхней границы леса, для которых характерно присутствие *Ilex sugerokii*, *Lonicera alpigena*, *Scapania* sp. и *Viola hultenii* в травяном, *Pinus pumila* — в кустарниковом и *Pinus parviflora* — в древесном ярусе, были отнесены к варианту Ilex sugerokii.

Ассоциация Lysichito-Piceetum glehnii характеризуется видами *Lysichiton camtschatcense*, *Sphagnum squarrosum* и *Equisetum palustre* (табл. 2). Сообщества данной ассоциации распространены преимущественно в северной части ареала на Сахалине, в северной части Хоккайдо и редко на Кунашире на сырых и заболоченных холодных местообитаниях слабо дренированных долин рек и древних приморских террас. *Picea glehnii* формирует монодоминантные или совместно с *Larix dahurica* (только на Сахалине) редкие или среднесомкнутые древостои. *Abies sachalinensis* встречается редко и только в виде угнетенных деревьев, не достигающих основного полога. Кустарниковый ярус хорошо развит, включает синузии *Ledum palustre* и *L. hypoleucum*, также обычны *Lonicera caurulea*, *Chamaedaphne calyculata*, *Myrica tomentosa*, *Vaccinium ovalifolium*. Для травяного яруса характерна микрокомплексность, связанная, с одной стороны, с развитием кустарникового яруса, а с другой — с условиями микроместообитания. Наиболее обычны в травяном покрове *Lysichiton camtschatcense*, *Cornus canadensis*, *Lycopodium annotinum* и *Oxalis acetosella*, а также характерно

ТАБЛИЦА 2

Синоптическая таблица сообществ *Picea glehnii*

Номер синтаксона	1	2	3	4	5	6	7
Код единицы растительности	1a	1b1	1b2	2a1	2a2	2a3	2a4
Число описаний	17	16	2	12	5	8	7
Среднее число видов в описании	20	28	25	24	23	25	23
Диагностические виды асс. Piceetum glehnii (1), субасс. typicum (1a)							
Picea glehnii	**IV**	**V**	**V**	**IV**	**III**	**III**	**III**
Menziesia pentandra	**IV**	**V**	**V**	II	I	**III**	·
Pogonia japonica	II	**III**	**III**	I	·	·	I
Диагностические виды субасс. Piceetum glehnii rhododendretosum brachycarpi (1b)							
Rhododendron brachycarpum	·	**IV**	**V**	·	·	·	·
Arachniodesmutica	II	**IV**	**V**	I	·	·	·
Vaccinium inokumai	I	**III**	**V**	I	·	·	·
Диагностические виды варианта Ilex sugerokii (1b2)							
Ilex sugerokii	·	·	**V**	·	I	·	·
Diphasiastrum complanatum	I	I	**V**	I	·	·	·
Scapania sp.	·	I	**V**	·	·	·	·
Диагностические виды асс. Lysichito-Piceetum glehnii (2)							
Lysichiton camtschatcense	I	I	·	**IV**	**IV**	**V**	**III**
Sphagnum squarrosum	·	·	·	II	**III**	**III**	**III**
Equisetum palustre	·	·	·	II	**IV**	II	I
Диагностические виды варианта Carex middendorfii (2a2)							
Carex middendorfii	·	·	·	·	**IV**	·	·
Eriophorum vaginatum	·	·	·	·	**III**	I	·
Miscanthus sinensis	·	·	·	·	**III**	·	·
Myrica tomentosa	·	·	·	·	**III**	·	·
Sphagnum palustre	·	·	·	I	**III**	·	I
Диагностические виды варианта Carex pseudololiacea (2a3)							
Carex pseudololiacea	·	·	·	·	I	**V**	·
Ephippianthus sachalinensis	I	·	·	I	II	**IV**	·
Диагностичекие виды варианта Carex schmidtii (2a4)							
Carex schmidtii	·	·	·	·	·	·	**V**
Osmundastrum asiaticum	·	·	·	**III**	I	I	**V**
Trillium camschatcense	I	·	·	I	·	I	**III**
Sphagnum fuscum	·	·	·	I	·	I	**III**
Диагностические виды класса Vaccinio-Piceetea							
Dryopteris expansa	**III**	**III**	·	II	·	II	II
Goodyera repens	II	·	**III**	·	·	·	·
Gymnocarpium dryopteris	I	I	·	I	·	·	I
Hylocomium splendens	II	**III**	·	I	**III**	**IV**	**III**
Linnaea borealis	·	·	·	II	·	I	**III**

Lycopodium annotinum	II	II	·	II	III	III	·
Maianthemum bifolium	I	·	·	I	·	II	·
Pleurozium schreberi	III	IV	III	III	III	V	III
Ptilium crista-castrensis	·	I	·	I	III	III	II
Sphagnum girgensohnii	·	I	·	III	I	IV	III
Trientalis europaea	·	I	III	II	I	I	III
Диагностические виды порядка Abieti-Piceetalia							
Betula ermanii	III	III	·	III	·	I	I
Cornus canadensis	III	IV	V	V	V	V	V
Maianthemum dilatatum	II	IV	III	IV	I	II	V
Picea jezoensis	III	IV	·	III	I	II	V
Диагностические виды союза Piceion jezoensis							
Abies sachalinensis	V	V	V	V	IV	V	IV
Ilex rugosa	IV	III	V	II	I	III	III
Sorbus commixta	IV	V	V	IV	I	III	·
Sasa kurilensis	V	II	·	II	III	IV	·
Vaccinium ovalifolium	III	III	V	III	I	·	I
V. praestans	III	II	III	III	V	IV	III
Vaccinium smallii	III	IV	·	III	V	III	IV
Прочие виды							
Vaccinium vitis-idaea	I	I	V	III	I	I	V
Dicranum sp.	I	IV	V	III	II	II	III
Coptis trifolia		II	III	III	V	I	IV
Calamagrostis purpurea	I	I	·	II	I	I	IV
Euonymus macroptera	II	II	III	I	I	II	·
Ledum palustre	I	·	III	III	I	I	III
Oxalis acetosella	III	IV	III	II	·	IV	I
Pleuroziopsis ruthenica	I	II	·	I	I	II	III
Rhytidiadelphus triquetrus	I	I	·	II	III	III	III
Solidago decurrens	I	I	·	I	I	I	II
Cacalia kamtschatica	I	II	·	I	·	III	II
Lycopodium obscurum	II	II	III	I	·	II	·
Pinus pumila	I	·	V	I	II	I	·
Listera cordata	I	I	·	I	II	III	·
Euonymus planipes	I	I	·	I	·	I	·
Ilex crenata	·	I	·	I	II	I	·
Skimmia repens	II	I	·	I	·	I	·
Tripterospermum japonicum	I	I	·	I	I	·	·
Orthilia secunda	I	I	V	I	·	·	·
Betula platyphylla	I	I	·	I	·	I	·
Polytrichum commune	·	·	·	I	I	I	III
Acer ukurunduense	III	IV	·	II	·	I	·
Actinidia kolomikta	II	II	·	I	·	I	·
Taxus cuspidata	I	I	·	I	·	I	·
Anemonoides debilis	I	II	·	II	·	II	·
Alnus hirsuta	·	I	·	I	·	II	I
Hydrangea paniculata	I	II	·	I	·	II	·
Monotropa hypopitys	I	I	III	·	·	I	·
Hydrangea petiolaris	II	II	·	I	·	II	·
Cirsium kamtschaticum	I	·	·	I	·	I	II
Acanthopanax sciadophylloides	I	II	III	·	·	·	·

Anemonoides sciaphila	I	I	.	I	.	.	.
Carex sachalinensis	I	II	.	I	.	.	.
Viburnum furcatum	II	II	.	I	.	.	.
Ledum hypoleucum	.	.	.	I	III	II	.
Iris setosa	.	.	.	I	.	II	I
Rubus chamaemorus	.	.	.	I	I	I	.
Streptopus streptopoides	I	II	.	II	.	.	.
Sorbus sambucifolia	.	.	.	II	I	.	V
Equisetum sylvaticum	.	.	.	II	.	I	III
Athyrium sinense	I	I	.	.	.	I	.
Larix dahurica	.	.	.	III	.	I	III
Rosa acicularis	.	I	.	I	.	.	III
Circaea alpina	I	.	.	I	.	I	.
Huperzia serrata	III	III	.	I	.	I	.
Viola selkirkii	I	I	.	I	.	.	.
Phegopteris connectilis	II	II	.	.	.	.	I
Clintonia udensis	II	I	.	I	.	.	.
Leptorumohra amurensis	I	.	.	I	.	I	.
Epipactis papillosa	I	I	.	I	.	.	.
Euonymus miniata	.	.	.	II	I	.	II
E. sacrosancta	I	I	.	I	.	.	.
Leucothoe grayana	I	I	.	I	.	.	.
Sasa chartacea	.	I	.	I	.	I	.
Petasites amplus	.	I	.	I	.	.	I
Sphagnum sp.	.	I	.	I	I	.	.
Platanthera tipuloides	I	.	.	I	I	.	.
Mnium sp.	.	.	.	I	.	I	I
Kalopanax septemlobus	I	I	.	I	.	.	.
Toxicodendron orientale	I	.	.	II	.	I	.
Galium kamtschaticum	II	II	.	I	.	.	.
Quercus mongolica	I	I	.	.	.	I	.

Примечание. Виды с редкой встречаемостью: *Acer japonicum* — 2; *A. mono* — 2, 6; *A. tschonoskii* — 1, 2; *Achlys japonica* — 1, 2; *Actaea asiatica* — 1; *Adoxa moschatellina* — 7; *Aegopodium alpestre* — 7; *Alnus maximowiczii* — 5; *Angelica genuflexa* — 4, 7; *Asarum heterotropoides* — 1; *Aster glehnii* — 7; *Atragene ochotensis* — 2; *Cacalia hastata* — 2; *Calamagrostis hakonensis* — 2; *C. sachalinensis* — 1, 2; *C. sp.* — 4, 6; *Carex blepharicarpa* — 2; *C. contigua* — 1; *C. dispalata* — 6, 7; *C. dolichocarpa* — 1; *C. falcata* — 1, 4; *C. globularis* — 4; *C. longirostrata* — 4, 6; *Celastrus strigillosa* — 6; *Chamaenerion angustifolium* — 7; *Cinna latifolia* — 5; *Cladina* sp. — 1, 4; *Convallaria keiskei* — 1, 2; *Cornus suecica* — 6, 7; *Diphylleia grayi* — 1; *Diplazium sibiricum* — 2; *Drosera rotundifolia* — 5; *Empetrum sibiricum* — 4, 5; *Entodon* sp. — 1, 2; *Ephippianthus schmidtii* — 1; *Equisetum fluviatile* — 5, 6; *Equisetum pratense* — 4; *Filipendula camtschatica* — 6, 7; *Fraxinus lanuginosa* — 2; *F. mandshurica* — 2; *Heloniopsis orientalis* — 2, 4; *Hosta rectifolia* — 2, 5; *Huperzia chinensis* — 2; *Juncus filiformis* — 7; *Juniperus sibirica* — 4, 6; *Ledum maximum* — 5; *Lilium debile* — 4; *Lobaria pulmonaria* — 1, 2; *Lonicera alpigena* — 3; *Luzula plumosa* — 4, 7; *Lycopodium clavatum* — 6; *Magnolia kobus* — 2; *M. obovata* — 2; *Mitella nuda* — 1; *Moneses uniflora* — 1; *Monotropa uniflora* — 5, 6; *Myrmechis japonica* — 1, 4; *Pachysandra terminalis* — 2; *Parathelypteris nipponica* — 5, 6; *Paris verticillata* — 1, 2; *Peltigera aphtosa* — 4, 7; *Peracarpa carnosa* — 1, 2; *Phellodendron amurense* — 6; *Pinus parviflora* var. *laevis* — 2; *Plagiogyria matsumurana* — 1, 4; *Platanthera maximowicziana* — 1, 6; *P. ophrydioides* — 2; *Polypodium sibiricum* — 2; *P. vulgare* — 1; *Prunus maximowiczii* — 2; *P. nipponica* var. *kurilensis* — 1, 2; *P. sargentii* — 2, 6; *P. ssiorii* — 2; *Pteridium aquilinum* — 4; *Pyrola alpina* — 2, 6; *P. renifolia* — 2; *Rhododendron albrechtii* — 1, 2; *R. aureum* — 4; *R. dauricum* — 2; *Ribes pallidiflorum* — 4; *Ribes sachalinense* — 7; *Rubus arcticus* — 4; *R. pedatus* — 2; *R. pseudojaponicus* — 1; *R. sachalinensis* — 2, 6; *Salix caprea* — 4; *Sambucus racemosa* — 4; *S. sieboldiana* — 2; *Sasa senanensis* — 1, 2; *Schizophragma hydrangeoides* — 1, 2; *Senecio cannabifolius* — 7; *Solidago spiraeifolia* — 5; *Sorbaria sorbifolia* — 7; *Sorbus alnifolia* — 2; *Spiraea beauverdiana* — 4, 7; *S. betulifolia* — 5, 7; *S. media* — 2; *Stellaria fenzlii* — 5, 7; *Streptopus amplexifolius* — 1, 4; *Swida alba* — 4, 7; *Symplocarpus renifolius* — 4, 7; *Thalictrum contortum* — 7; *Tiarella polyphylla* — 1, 2; *Tilia japonica* — 2; *Trillium smallii* — 2; *Vaccinium japonicum* — 1, 2; *V. yatabei* — 1; *Veratrum albiflorum* — 4, 7; *V. stamineum* — 4, 6; *Viburnum wrightii* — 2; *Viola hultenii* — 3; *Weigela middendorffiana* — 1, 2.

присутствие кустарничков *Andromeda polifolia* и *Oxycoccus palustris*. Ярус мхов также мозаичен: на менее сырых участках развиты синузии *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и *Ptilium crista-castrensis*, на более сырых обычен покров из сфагновых мхов *Sphagnum augustinowiczii*, *S. squarrosum*, *S. fuscum*, *S. compactum* с присутствием *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*, *Pohlia nutans*, *Polytrichum commune* и др.

Варианты отражают разные эдафические условия, в которых формируются сообщества. Типичный вариант характерен для холодных мезо-олиготрофных мезо-гигрофитных почв, в более теплых местообитаниях в условиях сильного застойного увлажнения развиваются сообщества варианта Carex pseudololiacea, вариант Carex middendorffii представлен на еще более холодных местообитаниях с олиготрофными гигрофитными почвами. Для всех них характерны торфяники и застойное увлажнение с уровнем грунтовых вод, близким к поверхности. Вариант Carex schmidtii представлен на торфянисто-глеевых почвах с сильно флюктуирующим по сезонам года уровнем грунтовых вод, которые в целом характеризуются слабо проточным режимом. Два последних варианта представляют по сути сообщества, характерные для градиента лес—безлесная марь.

Флористическое разнообразие

В геоботанических описаниях, включенных в анализ, отмечены 200 видов сосудистых растений, 21 вид мохообразных и 5 видов лишайников (мхи и лишайники только напочвенные). Данную совокупность видов в дальнейшем мы будем называть ценофлорой вслед за В. П. Седельниковым (1987). Основные жизненные формы (по Whittaker, 1970) представлены так: высокие хвойные деревья (тип *Picea jezoensis*) — 5 видов, низкие хвойные деревья (*Taxus cuspidata*) — 1, стланики (*Pinus pumila*) — 1, высокие листопадные деревья (деревья первого яруса в нормальном насаждении, *Betula ermanii*) — 7, средние листопадные деревья (деревья второго яруса в нормальном насаждении, *Sorbus commixta*) — 8, низкие листопадные деревья (деревья третьего яруса в нормальном насаждении, *Acer ukurunduense*) — 9, древесные лианы (*Schizophragma hydrangeoides*) — 5, листопадные кустарники (*Euonymus macroptera*) — 36, вечнозеленые кустарники (*Rhododendron aureum*) — 4, кустарнички (*Vaccinium vitis-idaea*) — 7, папоротники (*Dryopteris expansa*) — 12, хвощи — 4 (*Equisetum silvaticum*), высокотравье (выше 80 см, *Senecio cannabifolius*) — 10, травы средних размеров (15—80 см, *Streptopus amplexifolius*) — 20, мелкотравье (3—15 см, *Maianthemum dilatatum*) — 48, злакоподобные (*Calamagrostis purpurea*, включая осоки и, частично, лилиеподобные) — 23, зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*) — 13, сфагновые мхи (*Sphagnum fuscum*) — 8, кустистые лишайники (*Cladina rangiferina*) — 2, листоватые (слоевищные) лишайники (*Peltigera aphtosa*) — 3 вида.

По типам геоэлементов виды ценофлоры распределились следующим образом (5 видов определено только до рода): голарктический — 5, циркумбореальный — 20, евроазиатский бореальный — 12, сибирско-дальневосточный бореальный — 3, восточно-сибирско-дальневосточный бореальный — 14, дальневосточный бореальный с иррадиацией в Восточную Азию — 15, американо-азиатский бореальный — 8, американо-дальневосточный бореальный — 10. Восточноазиатский тип геоэлемента включает 108 видов, из которых 60 распространены исключительно в островном секторе области (тип *Sasa kurilensis*), а 5 — иррадиируют в Охотию (*Picea jezoensis*).

Распределение видов сосудистых растений ценофлоры ельников Глена по флористическим районам северной Азии, полученное с помощью базы данных по флоре региона, представлено на рис. 2. Распространение большинства видов (150 и более) в островных районах (южный Сахалин, южные Курилы, Хоккайдо и Хонсю) показывает умеренный (в контексте фитогеографической зоны) приокеанический характер ценофлоры. Уровень видового сходства 100—150 видов характерен для материковых районов с приморским климатом, а также для северного Сахалина. Уровни сходства 80—100 и 60—80 общих видов характерны для флористических районов Дальневосточного сектора бореальной зоны и субконтинентального сектора умерен-

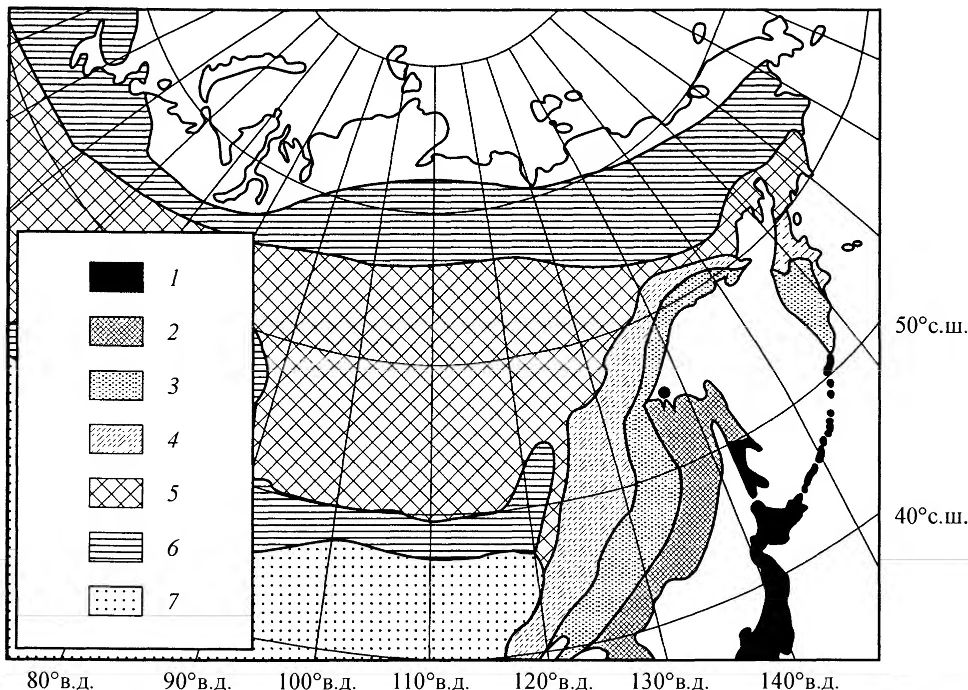


Рис. 2. Общность (число общих видов) ценофлоры ельников Глена с флорами районов северной Азии, выделенных в схемах флористического районирования Сибири (Флора Сибири, 1988—1997), Дальнего Востока (Сосудистые..., 1985—1996), Монголии (Губанов, 1996), Северо-Восточного Китая (Fu, 1995), Японии (Iwatsuki et al., 1993—1999) и Кореи (Lee, 1996).

1 — свыше 150 общих видов, *2* — 100—149, *3* — 80—99, *4* — 60—79, *5* — 40—59, *6* — 20—39, *7* — менее 20 общих видов.

ной зоны. 40—60 видов ценофлоры ельников Глена распространены в бореальной зоне, включая Европейский (47 общих видов) и Североамериканский (54 общих вида) секторы.

Ординация

Эдафическая сетка (рис. 3), построенная на основе индикаторного анализа (Крылов, 1984; Klinka et al., 1989), показывает, что ель Глена имеет широкую экологическую амплитуду по градиенту увлажнения и потенциально может формировать сообщества на многих экологически различных местообитаниях. Однако выделенные нами ассоциации занимают принципиально различные экологические ниши, одним из существенных факторов изоляции которых является конкуренция со стороны зональных сообществ. Сообщества Piceetum glehnii занимают местообитания на горных склонах. Древесный ярус сообществ характеризуется наибольшей долей *Picea glehnii* на более сухих экотопах. По мере мезофитизации экотопа насаждения становятся смешанными за счет усиления роли *Abies sachalinensis* и *Picea jezoensis*, которые и доминируют в зональных местообитаниях. По мере увлажнения экотопа конкуренция со стороны этих видов ослабевает и развитие ельников Глена в низинах в большей степени контролируется уже теплообеспеченностью. В южной и средней частях Хоккайдо высокая теплообеспеченность поддерживает развитие в долинах устойчивых сообществ неморального ряда, которые представляют конкурентный фактор ели Глена. Этим объясняется полное отсутствие сообществ Lysichito-Piceetum glehnii в южной, основной части ареала ели Глена. В северной части Хоккайдо, где в долинах рек уже выражены температурные инверсии, связанные с проникновением

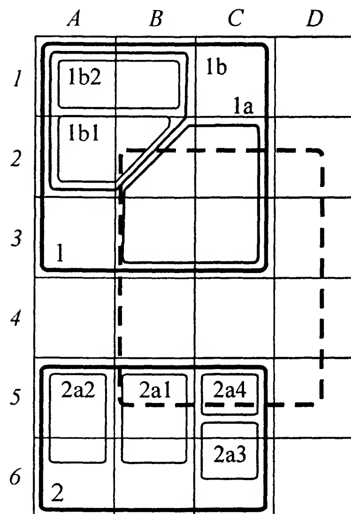


Рис. 3. Ареалы синтаксонов ельников Глена (сплошные линии) и ареал зональной растительности — лесов *Picea jezoensis* и *Abies sachalinensis* (пунктирная линия) в эдафической сетке Погребняка.

A—D — трофотопы, *1—6* — гигротопы. Обозначения синтаксонов, как в табл. 2.

холодного воздуха, ель Глена формирует сообщества Lysichito-Piceetum glehnii, которые очень сходны по составу и структуре с ельниками Глена Сахалина.

Оси ординации сообществ дальневосточных темнохвойных лесов, полученные при DCA (рис. 4), оказались скоррелированными с двумя основными климатическими градиентами: градиентом температур (ось 2, направление вверх соответствует понижению температур) и градиентом континентальности (ось 1, направление слева направо соответствует удалению от морского побережья) (Krestov, Nakamura, 2002). Положение сообществ Piceetum glehnii в ординационном пространстве близко к наиболее «теплым» сообществам Picea-Abietetum sachalinensis, распространенным на Хоккайдо, на самом юге Сахалина и на южных Курилах, в то время как положение Lysichito-Piceetum glehnii близко к «холодным» сахалинским Asaro heterotropoidi-Piceetum jezoensis и высокогорным Weigelo middendorffianae-Piceetum jezoensis сообществам.

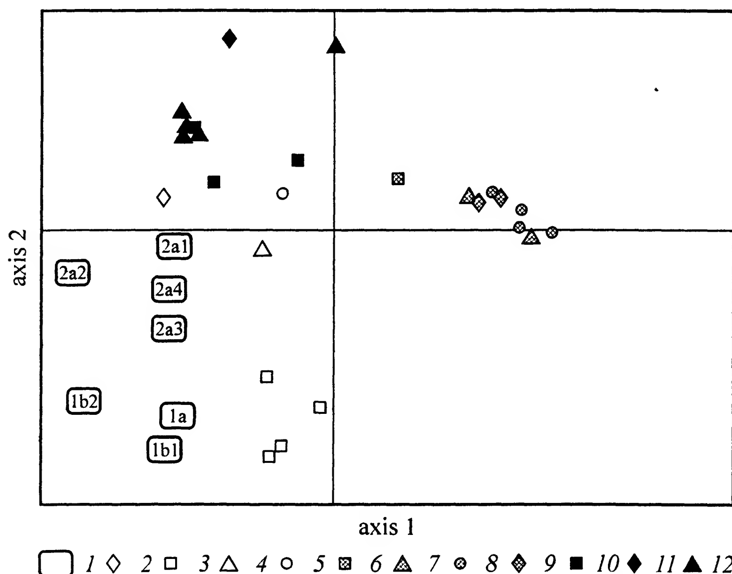


Рис. 4. Ординация сообществ ели Глена в пространстве, заданном двумя первыми осями DCA.

Сообщества ели Глена показаны совместно с синтаксонами темнохвойных лесов Дальневосточной Азии (Krestov, Nakamura, 2002). Союз Piceion jezoensis: *1* — сообщества ели Глена (обозначения синтаксонов, как в табл. 2); *2* — Anaphalis margaritacea-Abies sachalinensis, *3* — Picea-Abietetum sachalinensis Ohba ex Nakamura in Miyawaki 1988; *4* — Asaro heterotropoides-Abietetum sachalinensis Krestov et Nakamura 2002; *5* — Weigeleto middendorffianae-Piceetum jezoensis Krestov et Nakamura 2002. Союз Abieti nephrolepidis-Piceion jezoensis Song 1991: *6* — Swido albae-Piceetum obovatae Krestov et Nakamura 2002, *7* — Oplopanaxo elati-Piceetum jezoensis Krestov et Nakamura 2002, *8* — Philadelpho tenuifolii-Piceetum jezoensis Krestov et Nakamura 2002; *9* — сообщество Lathyro humili-Piceetum jezoensis. Союз Pino pumilae-Piceion jezoensis Krestov et Nakamura 2002: *10* — Vaccinio-Piceetum jezoensis Krestov et Nakamura 2002, *11* — Rhododendro aurei-Piceetum jezoensis Krestov et Nakamura 2002, *12* — Monesieto uniflorae-Piceetum jezoensis Krestov et Nakamura 2002.

Созологический статус ельников Глена

Сообщества ели Глена отнесены к классу редких сообществ из-за их ограниченного распространения (Крестов, 2002). При этом они характеризуются рядом признаков, которые, с одной стороны, подтверждают данный статус, а с другой — определяют положение синтаксона в системе категорий редкости (Крестов, 1996). Для нас важны следующие признаки сообществ ели Глена: 1) доминант сообществ — редкий вид, 2) историческая динамика ареала, 3) комплекс адаптаций вида и 4) современная динамика ареала.

В силу своего ограниченного распространения на крайнем юге российского Дальнего Востока ель Глена была включена в Красную книгу СССР (1984) и Красную книгу РСФСР (1988), а также рекомендована для включения в региональную Дальневосточную Красную книгу (Харкевич, Качура, 1981). Статус вида на момент публикации Красных книг известен не был, так как до конца 1980-х гг. не было проведено ни одного исследования состояния популяции данного вида, если не считать некоторого количества гербарных образцов, собранных в различных частях ареала. После серии работ по естественному возобновлению ельников Глена Шафрановский (1991) пришел к выводу об устойчивом состоянии популяции данного вида в Российской части его ареала и рекомендовал исключить вид из Красной книги РСФСР (1988). Однако, по нашему мнению, исследований, уровень которых соответствовал бы уровню сложности проблемы, до настоящего времени проведено не было и заключение Шафрановского (1991) было явно преждевременным.

Ареал ели Глена является одним из самых узких среди других елей Голарктики (Schmidt-Vogt et al., 1977). Выраженные адаптации к микротермным условиям (Kojima, 1995; Yasue et al., 1997), с одной стороны, и многочисленные макрофоссилии ели Глена южнее современного ареала (Tsukada, 1983), с другой стороны, косвенно свидетельствуют о прогрессивном расселении в периоды Плейстоценовых похолоданий и последующей регрессии ареала в постплейстоценовое время, что также подтверждается данными исследований пыльцевых спектров (Igarashi, 1993, 1996). Возможное сокращение ареала у северных границ предполагал А. И. Толмачев (1959). Современные процессы в растительном покрове умеренной и бореальной зон, связанные с интенсивным повышением температур в последнее столетие, приводят к продвижению элементов южных флор к северу (Walther et al., 2002), о чем также свидетельствует большая доля (108 видов) умеренных Восточно-Азиатских видов в ценофлоре ельников Глена, отмеченная в настоящем исследовании. Повышение температуры укрепит позиции борео-неморальных по своей сути дубово-пихтовых и бореальных елово-пихтовых лесов в границах современного ареала ели Глена, что приведет к утере ее экологических ниш и к сокращению ареала. Суммируя вышесказанное, с определенной долей уверенности мы можем говорить скорее о регрессирующем ареале ели Глена в современных условиях.

Комплекс адаптаций к экологическим условиям косвенно свидетельствует о формировании вида в суровых условиях, соответствующих условиям Плейстоцена. Ель Глена способна расти на очень бедных серпентиновых почвах с повышенным содержанием тяжелых металлов и магния (Kayama et al., 2002), она лучше адаптирована к кислым почвам (Kojima, 1995) и дефициту почвенной влаги (Kojima, 1991). Несмотря на большую по сравнению с другими хвойными продолжительность жизни (до 600 лет для Хоккайдо, Suzuki et al., 1987) и продолжительность жизни хвои (Kayama et al., 2002), в смешанных сообществах пихта имеет преимущества перед елью Глена за счет медленного роста последней под пологом и ограниченностью возможностей выживания подроста только на местообитаниях, сформированных разложившимся валежом (Takahashi, 1997). Покров из *Sasa kurilensis* и *S. senanensis* на севере Хоккайдо препятствует возобновлению *Abies sachalinensis* и в меньшей степени оказывает влияние на возобновление *Picea glehnii* (Kubota, Hara, 1996). Поэтому любое ослабление деструкторной по сути синузии *Sasa* приводит к замещению ельников Глена пихтарником. При

современной тенденции к повышению температур условия, к которым была адаптирована ель Глена, оказались реликтовыми, и она практически полностью была вытеснена с зональных местообитаний.

На современный ареал ели Глена безусловно оказывает влияние и хозяйственная деятельность человека, хотя оценить реальный ущерб сообществам ели Глена в российской части ареала вряд ли представляется возможным в силу несовершенства системы лесоустройства. Сильное сокращение площадей ельников Глена на Сахалине и Кунашире вызвано неконтролируемыми рубками как до, так и после 1945 г. Опыт искусственного восстановления был не всегда положительным: плантации, заложенные 25—30 лет назад в долине р. Мереи и на Муравьевской низменности, практически полностью погибли. Тем не менее в конце 1970-х и начале 1980-х гг. был предпринят ряд мер по сохранению лесов из ели Глена. Статус памятника природы получили массивы в бассейне р. Мереи («Корсаковский лес») и на Муравьевской низменности. Кроме того, массивы ельников Глена охраняются в Курильском заповеднике.

Исходя из принципов категоризации редких сообществ (Solomeshch et al., 1997), сообществам ели Глена по критерию распространения соответствует статус «редкое сообщество» (Rare), а по критерию угрозы исчезновения — статус «уязвимое» (Vulnerable). По принятой нами системе категорий (Крестов, 1966, 2002) данные сообщества отнесены к классу редких категорий 1 — реликтовые сообщества, сократившие и сокращающие ареал в результате естественно-исторических причин.

Благодарности

Данное исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (проекты № 01-04-48593, 02-04-63096).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Губанов И. А. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). М., 1996. 136 с.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1. С. 1—85.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 590 с.

Красная книга СССР. М., 1984. Т. 2. 480 с.

Крестов П. В. Эколого-фитоценотическая характеристика лесов широколиственно-хвойного пояса среднего течения реки Большая Уссурка (Приморский край) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 4. С. 116—122.

Крестов П. В. Редкие растительные сообщества Приморского края // Исследование и конструирование ландшафтов Дальнего Востока и Сибири. Владивосток, 1996. С. 88—114.

Крестов П. В. Редкие растительные сообщества и перспективы создания Зеленой книги Дальнего Востока // Матер. конф. «Биоразнообразие и устойчивое природопользование горных экосистем». 30 июня—2 августа 2002 г. Новосибирск, 2002 г. С. 1—20.

Крылов А. Г. Жизненные формы лесных фитоценозов. Л., 1984. 184 с.

Манько Ю. И. Ель на советском Дальнем Востоке и некоторые задачи ее изучения // Ель на Дальнем Востоке. Владивосток, 1987. С. 3—14.

Определитель лишайников СССР / Под ред. А. Н. Окснер. Л., 1971—1998. Вып. 1—7.

Погребняк П. С. Основы лесной типологии. Киев, 1954. 456 с.

Седельников В. П. Ценотическая структура высокогорной флоры Алтае-Саянской горной области // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: Матер. II рабоч. совещ. по сравнительной флористике. Нерига, 1983. Л., 1987. С. 128—134.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Под ред. С. С. Харкевича. Л., 1985—1996. Т. 1—8.

Толмачев А. И. О флоре острова Сахалин // Комаровские чтения. Вып. 12. М.; Л., 1959. С. 1—104.

Флора Сибири / Под ред. И. М. Красноборова и др. Новосибирск, 1988—1997. Т. 1—13.

Харкевич С. С., Качура Н. Н. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М., 1981. 232 с.

Шафрановский В. А. Ель Глена *Picea glehnii* (Fr. Schmidt) Mast. на острове Кунашир (Курильские острова) // Ель на Дальнем Востоке. Владивосток, 1987. С. 15—58.

Шафрановский В. А. Ель Глена и леса с ее участием на советском Дальнем Востоке. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1991. 26 с.

Шафрановский В. А., Андреев С. А. О естественном укоренении ветвей ели Глена // Ель на Дальнем Востоке. Владивосток, 1987. С. 128—138.

Шафрановский В. А., Андреев С. А. Естественное возобновление древесных пород в лесах с участием ели Глена на Сахалине // Антропогенная и естественная динамика лесов юга Дальнего Востока. Владивосток, 1989. С. 43—49.

Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. Wien: Springer Verlag, 1964. 632 s.

Emanuel J. VTAB Ecosystem Reporter Revision 199907a. Vancouver: Dept. Forest Sci., Univ. British Columbia, 1999 (software).

Fu P.-Y. Clavis Plantarum Chinae Boreali-Orientalis. 2nd ed. Beijing: Science Press, 1995. 932 p.

Hayashi Y. Useful wood illustrated. Tokyo, 1969. 472 p. (In Japanese).

Hill M. O. TWINSPAN — a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered twoway table by classification of the individuals and attributes. Ithaca: Cornell. Univ., 1979 (software).

Hill M. O., Gauch H. G. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. Vegetatio. 1980. Vol. 42. P. 47—58.

Igarashi Y. History of environmental Change in Hokkaido from the viewpoint of palynological research // Ed. by S. Higashi, A. Osawa, K. Kanagawa. Biodiversity and ecology in the northernmost Japan. Sapporo, 1993. P. 1—19.

Igarashi Y. A lateglacial climatic reversion in Hokkaido, northeast Asia, inferred from the *Larix* pollen record // Quaternary science reviews. 1996. Vol. 15. N 10. P. 989—995.

Ishizuka K. A relict stand of *Picea glehnii* Masters on Mt. Hayachine, Iwate Prefecture // Ecol. Rev. 1961. Vol. 15. P. 155—162.

Ito K., Hinoma A. Check list of higher plants in Hokkaido. Sapporo: Takugin Research Institute, 1985. Vol. 1—4. (In Japanese).

Iwatsuki K., Yamazaki T., Boufford D. E., Ohba H. Flora of Japan. Tokyo, 1993—1999. Vol. 1—10.

Kayama M., Sasa K., Koike T. Needle life span, photosynthetic rate and nutrient concentration of *Picea glehnii, P. jezoensis* and *P. abies* planted on serpentine soil in northern Japan // Tree physiology. 2002. Vol. 22. N 10. P. 707—716.

Kira T. A climatological interpretation of Japanese vegetation zones // Ed. by A. Miyawaki, R. Tuxen. Vegetation science and environmental protection. Tokyo, 1977. P. 21—30.

Klinka K., Krajina V. J., Ceska A., Scagel A. M. Indicator plants of coastal British Columbia. Vancouver, 1989. 288 p.

Kojima S. Classification and ecological characterization of coniferous forest phytogeocoenoses of Hokkaido, Japan // Vegetatio. 1991. Vol. 96. P. 25—42.

Kojima S. Boreal forest phytogeocoenoses of Hokkaido Island, Japan // Ed. by E. Box et al. Vegetation Science in Forestry. The Netherlands: Kluwer, 1995. P. 367—389.

Krestov P. V., Klinka K., Chourmouzis C., Kayahara G. Classification of mid-seral black spruce ecosystems in British Columbia // Scientia Silvica. 2001. N 27. P. 1—102.

Krestov P. V., Nakamura Yu. Phytosociological study of the *Picea jezoensis* forests of the Far East // Folia Geobotanica, 2002 (accepted for publication).

Kubota Y., Hara T. Recruitment processes and species coexistence in a sub-boreal forest in northern Japan // Annals of Botany. 1996. Vol. 78. N 6. P. 741—748.

Lee W.-T. Lineamenta Florae Koreae. Seoul, 1996. 864 p.

Matsuda K., Haruki M., Hasegawa S. et al. Studies on the *Picea glehnii* forest. (5). The tree species composition and their natural regeneration in southernmost community of *Picea glehnii* on Mt. Hayashine // Jap. J. Ecol. 1978. Vol. 28. N 4. P. 347—356.

Pojar J., Klinka K., Meidinger D. V. Biogeoclimatic ecosystem classification in British Columbia // For. Ecol. Manage. 1987. Vol. 22. P. 119—154.

Schmidt-Vogt H., Jahn G., Kral F., Vogellehner D. (eds.) Die Fichte. Vol. 1. Taxonomie. Verbreitung. Morphologie. Ökologie. Waldgesellschaften. Hamburg, 1977. 647 s.

Solomeshch A., Mirkin B., Ermakov N. et al. Red data book of plant communities in the former USSR. Birmingham, 1997. 70 p.

Sørensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content K // Dansk. vid. Selsk., 5, 4 1948.

Suzuki E., Ota K., Igarashi T., Fujiwara K. Regeneration process of coniferous forests in northern Hokkaido. I. *Abies sachalinensis* forest and *Picea glehnii* forest // Ecol. Res. 1987. Vol. 2. N 1. P. 61—76.

Takahashi K. Regeneration and coexistence of two subalpine conifer species in relation to dwarf bamboo in the understorey // J. Veget. Sci. 1997. Vol. 8. N 4. P. 529—536.

Tsukada M. Vegetation and climate during the last glacial maximum in Japan // Quaternary Res. 1983. Vol. 19. P. 212—235.

Walther G.-R., Post E., Convey P. et al. Ecological responses to recent climate change // Nature. 2002. Vol. 416. N 6879. P. 389—395.

Weber H. E., Moravec J., Theurillat J. P. International Code of Phytosociological Nomenclature. 3rd edition // J. Veg. Sci. 2000. Vol. 11. P. 739—768.

Whittaker R. H. Communities and ecosystems. New York, 1970. 169 p.

Yasue K., Funada R., Fukazawa K., Ohtani J. Tree-ring width and maximum density of *Picea glehnii* as indicators of climatic changes in northern Hokkaido, Japan // Canadian J. For. Res. 1997. Vol. 27. N 12. P. 1962—1970.

SUMMARY

Forest plant communities dominated by *Picea glehnii* (Sakhalin spruce) were studied in its entire distribution range in the Far Eastern Asia including the territory of Russian Far East and Japan. The database included 67 relevés from different parts of the range and represented the spruce forests on a wide spectrum of habitats. The vegetation was classified into associations Piceetum glehnii and Lysichito-Piceetum glehnii, 3 subassociations, and 6 variants. The ecology and structure of all communities were described. They were related to the alliance Piceion jezoensis of the Abieti-Piceetalia of theVaccinio-Piceetea. Of the 200 vascular plant species found in Picea glehnii communities, 108 are distributed in Eastern Asia in orotemperate and oroboreal belts, and about 70 species occur in different sectors of circum-boreal zone. Ordination of Picea glehnii communities in edaphic grid showed the isolation of two distinguished associations because of competition of zonal vegetation represented in the area by mixed *Picea jezoensis — Abies sachalinensis* forests. Ordination of communities along the first two axes of DCA showed a strong gradient of the first axis from the maritime-suboceanic oroboreal and true boreal to continental oroboreal spruce forests. The second axis was highly correlated with the temperature showing the gradient from microthermal spruce forests of Kamchatka and Okhotsk area to the mixed warm communities of Hokkaido. The ordination showed a clear difference between the Picea glehnii communities and the insular Picea jezoensis communities and even much greater difference with the mainland spruce forests. Both associations of the *Picea glehnii* forests were assigned to the grade 1 (rare communities) in the scale of distribution features and to the grade 4 (vulnerable) in the scale of degree of threat. The reason of this rarity status is the diminishing of the range of *Picea glehnii* under the post-Pleistocene climate warming and in the exclusion of Picea glehnii communities from the zonal sites by Picea jezoensis — Abies sachalinensis communities.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.29 : 582.32

© Т. Ю. Толпышева, А. К. Тимофеева, А. К. Еськова

РОСТ ЛИШАЙНИКОВ РОДА *CLADONIA* И МХА *PLEUROZIUM SCHREBERI* В СОСНОВЫХ ЛЕСАХ НА ПОБЕРЕЖЬЕ БЕЛОГО МОРЯ

T. Yu. TOLPYSHEVA, A. K. TIMOFEEVA, A. K. ESKOVA. GROWTH OF *CLADONIA* LICHENS AND THE MOSS *PLEUROZIUM SCHREBERI* IN PINE FORESTS ON THE WHITE SEA COAST

Кафедра микологии и альгологии биологического факультета
Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова
119234 Москва, Ленинские горы
Fax (095)9393970
Поступила 25.03.2002
Окончательный вариант получен 27.12.2002

Изучен рост лишайников *Cladonia rangiferina* (включая 2 формы этого вида), *C. mitis* и мха *Pleurozium schreberi* в сосняках чернично-бруснично-зеленомошном и вересково-лишайниковом. В обоих типах леса возраст *C. mitis* был старше возраста *C. rangiferina*, но скорость роста *C. rangiferina* была выше скорости роста *C. mitis*. В сосняке чернично-бруснично-зеленомошном разложение нижней части подециев лишайников происходило быстрее, чем в сосняке вересково-лишайниковом. Тип леса практически не влиял на рост лишайников. Максимальный рост у лишайников отмечен среди куртин мха, минимальный — на открытых местах. Изучено влияние освещенности на процесс образования апотециев лишайниками и показано, что *C. rangiferina* чувствительнее к освещенности, чем *C. mitis*. *P. schreberi* угнетал процесс образования апотециев у *C. mitis*. Тип леса на прирост мха влиял сильнее, чем на прирост лишайников. Прирост побегов мха под лопастями лишайника *Peltigera aphthosa* был меньше, чем среди подециев лишайников рода *Cladonia*.
Ключевые слова: аутоэкология, лишайники, мхи, рост, развитие, сосновый лес, побережье Белого моря.

Эпигейные кустистые лишайники и зеленые мхи часто доминируют в напочвенном покрове бореальных лесных и тундровых экосистем. При этом ввиду сходства экологических ниш бриофиты и лишайники в некоторых растительных ассоциациях могут выступать как потенциальные конкуренты (Magnusson, 1983; Oksanen, 1984; During, Van Tooren, 1990).

Рост организмов отражает условия их жизни. На процесс роста влияют абиотические (макро- и микроклиматические, эдафические, топографические) и биотические факторы. Влияние макроклиматических факторов на рост хорошо прослеживается в зональном направлении. Так, прирост подециев кормовых лишайников в условиях равнин увеличивается при продвижении от арктических тундр к лесной зоне (Щелкунова, 1979; Рыкова, 1980).

Влияние микроэкотопа, обусловленное комплексным воздействием биотических, микроклиматических, топографических и эдафических факторов, на рост эпигейных лишайников и мхов неоднократно обсуждалось в литературе (Аврамчик, 1954; Smith, 1962; Scotter, 1963; Елагин, 1968; Тархова, 1969, 1970; Малышева, 1973; Lechowicz, Adams, 1974; Jarranton, 1975; Smith, 1982; Ипатов, Тархова, 1983; Kershaw, 1985; Отнюкова, 1985, и др.). Однако мало сведений о взаимном влиянии этих организмов на их рост.

В процессе жизнедеятельности мхи и лишайники трансформируют среду своего обитания (Паринкина, Пийн, 1978; Smith, 1982; Бакаева, Галанин, 1985; Kershaw, 1985; Малышева, 1992; Tenhunen et al., 1992 и др.), что может сказываться на их

росте как положительно, так и отрицательно. Изменение среды, в свою очередь, может повлиять также на рост других видов растений, обитающий в этих же экотопах, и привести к сукцессионным изменениям.

Действия факторов не всегда равнозначны, при этом степень воздействия каждого отдельно взятого фактора изменяется во времени и пространстве. Факторы влияют на ростовые процессы обычно комплексно, но в ряде случаев действие какого-либо из них может быть доминирующим.

В настоящем исследовании была поставлена задача выявить зависимость роста зеленого мха *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и кустистых лишайников *Cladonia rangiferina* (L.) Web., *C. mitis* Sandst от местообитания и их взаимовлияние.

Изучение роста лишайников и зеленого мха проводили в окрестностях Беломорской биологической станции Московского государственного ун-та им. М. В. Ломоносова. Станция расположена на п-ове Киндо на широте полярного круга (побережье Кандалакшского залива Белого моря). Выбор объектов исследования обусловлен широким распространением этих видов в сосновых лесах района исследования. Совместно с исследованными видами лишайников произрастает также *C. arbuscula* (Wallr.) Rabenh., но этот вид встречается значительно реже, поэтому он не был объектом исследования.

Характеристика района исследования

Для климата района характерны долгая зима, затяжные весна и осень и короткое лето. Среднегодовая температура +0.2 °С; средняя температура летнего периода +19 °С. Максимальная температура июля—августа +30 °С, минимальная температура января –30 °С. Протяженность безморозного периода 99—152 дня. Суммарная солнечная радиация 70—80 ккал/см^2/год. Среднегодовое количество осадков 250—500 мм. Более половины этого количества выпадает в виде дождя в период с мая по сентябрь. Среднегодовая влажность воздуха 77 %. В течение двух месяцев, с конца мая по конец июня, стоит полярный день, при этом суммарная дневная освещенность в эти месяцы составляет соответственно 32 и 30 тыс. люкс (Бертенева и др., 1971; Справочник..., 1965).

Полуостров расположен в подзоне северной тайги. Рельеф холмистый. На полуострове преобладают сосновые леса. Лишайниково-вересковые сосняки (Pinetum cladonioso-callunosum) приурочены к вершинам и верхним частям склонов холмов. В связи с маломощностью почвенного слоя сосна образует разреженные низкие древостои (10—12 м). В нижнем ярусе преобладают кустистые лишайники рода *Cladonia*, проективное покрытие почвы которыми составляет 60—80 %, в то время как мхами — не более 10, нередко около 5 %.

Кустарничковые сосняки (Pinetum vaccinosum) располагаются на более пологих склонах, ближе к морскому побережью, где почва богаче органическими и минеральными веществами. В кустарничковом ярусе преобладают *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., *Empetrum nigrum* L. s. l., *Ledum palustre* L. В моховом ярусе господствуют *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G. и виды рода *Polytrichum.* Проективное покрытие мхов 70—95 %. В таких ассоциациях лишайники селятся преимущественно на замшелых камнях, пнях, валеже, изредка на почве. Проективное покрытие эпигейных лишайников не превышает 5—7 % (Вехов, Богданова, 1971).

Почвы представлены маломощными иллювиально-гумусовыми подзолами. Для них характерны грубогумусовая подстилка толщиной до 10 см и низкий уровень pH — от 4.6 до 3.7. Под мохово-лишайниковым покровом развивается оторфованная дернина толщиной 2—4 см, которая часто и составляет основу почвенного слоя на вершинах холмов. Пестрота кустарничкового покрова отражает мозаичность почвенных условий. Появление черники свидетельствует об относительной гумифицированности органики. Влажность почвенного слоя убывает в ряду черничник-брусничник-вороничник-лишайники (Евдокимова, 1962; Барыкина, 1969; Евдокимова, 1972).

Материал и методика

Побеги мха и подеции лишайников собирали летом 1999 г. в сосняке лишайниково-вересковом, где условия более оптимальные для развития напочвенных лишайников, чем для мхов (сильно разреженный древостой, сомкнутость крон 0.1, влажность оторфованной подстилки в процентах от сырого веса — 52.3±5.0, pH — 3.6) и в сосняке чернично-бруснично-зеленомошном, где складываются условия более предпочтительные для мхов, чем для эпигейных лишайников (сомкнутость крон 0.2—0.3, влажность оторфованной подстилки — 76.0±1.0, pH — 3.4).

Подеции лишайников выбирали из моховых подушек *Pleurozium schreberi* и из центра чистых лишайниковых куртин соответствующего вида. При этом отдельно анализировали микрогруппировки лишайников, расположенные вблизи комлей сосен, т.е. под кронами деревьев, и в «окнах». Помимо освещенности, эти микрогруппировки отличались также и количеством опада (хвоинок, веточек): под кронами сосен его было больше, чем на открытых местах.

Возраст кладоний определяли по числу колен основного стволика подеция, а годичный прирост — методом среднего колена на размоченном материале (Андреев, 1954; Корчагин, 1960а). При этом для *C. rangiferina* был определен как общий возраст подециев, так и возраст живой части. Общий возраст был равен сумме числа колен живой и мертвой частей подеция. Граница между мертвой и живой частями обычно хорошо заметна, так как они имеют разную окраску. Кроме того, в мертвых частях водоросли либо отсутствуют, либо их флюоресценция иная. У *C. mitis* определяли только возраст живой части подециев. Подеции каждого вида лишайника были также проанализированы на наличие апотециев.

Объем выборки составил: 1) в сосняке чернично-бруснично-зеленомошном для *C. rangiferina* — 202 подеция среди мха, 180 из микрогруппировок «в окнах без опада», 113 из микрогруппировок под кронами с опадом; *C. mitis* — 55, 114 и 60 подециев соответственно; 2) в сосняке вересково-лишайниковом для *C. rangiferina* — 186 подециев среди мха, 213 из микрогруппировок «в окнах без опада» и 88 из микрогруппировок под кронами с опадом; для *C. mitis* — 72, 50 и 56 соответственно.

Побеги *Pleurozium schreberi* отбирали из центра одновидовых подушек мха и из куртин лишайников. В исследуемом районе мхи чаще внедряются не в чистые одновидовые куртины лишайников, а в смешанные. Поэтому побеги мха анализировали из куртин лишайников, образованных *C. rangiferina* и *C. mitis*. В сосняке чернично-бруснично-зеленомошном также отбирали побеги мха, растущие вблизи лопастей *Peltigera aphthosa* (L.) Willd., поскольку в исследуемом районе это один из распространеннейших видов лишайников, произрастающих на моховом покрове в мохово-кустарничковых сосняках. При определении среднего годичного прироста *Pleurozium schreberi* было измерено по 100 побегов мха из чистых моховых подушек и лишайниковых куртин рода *Cladonia* для каждого типа леса и 100 побегов мха, собранных из-под лопастей *Peltigera aphthosa* в сосняке-чернично-бруснично-зеленомошном. Величину годичного прироста *Pleurozium schreberi* определяли линейным методом по морфологическим признакам (степени развития боковых ветвей, их сохранности, окраске), которые различаются у побегов текущего года и прошлых лет (Корчагин, 1960б).

Статистическую обработку материала проводили методом однофакторного дисперсионного анализа при уровне значимости 95 %.

Результаты

Внутривидовая структура *Cladonia rangiferina* в исследуемых экотопах

В районе исследования *C. rangiferina* отличается большим полиморфизмом. На различных субстратах нами было выявлено 5 форм этого вида. На почве чаще встречаются f. *rangiferina* и f. *setigera* Oxn. (первая преобладает).

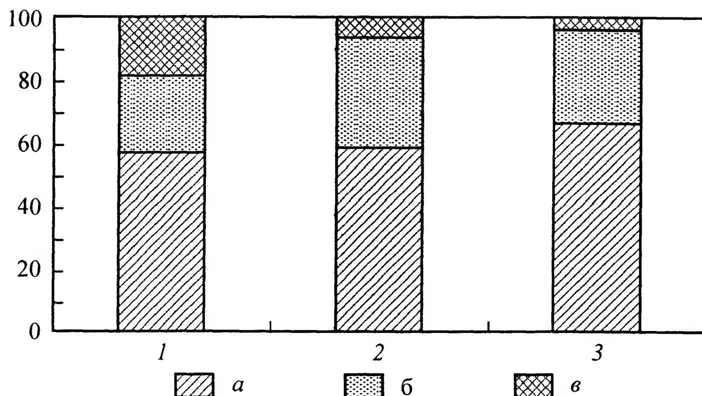


Рис. 1. Гистограмма соотношения форм *Cladonia rangiferina* в различных местообитаниях в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном.

1 — в «окнах», *2* — с *Pleurozium schreberi*, *3* — под кронами; *а* — f. *rangiferina*, *б* — f. *setigera*, *в* — другие формы. По оси ординат — доля, %.

В сосняке вересково-лишайниковом среди *Pleurozium schreberi* найдены только 2 указанные формы, при этом f. *rangiferina* доминирует (83 %). В лишайниковых куртинах, независимо от их местоположения ближе к стволам деревьев, где уровень освещенности благодаря кронам сосен несколько меньше, а опада хвои больше (условно эту микрогруппировку мы в дальнейшем будем называть «под кронами») или на более открытых участках, где освещенность несколько выше, а опада хвои меньше (микрогруппировка «в окнах»), ведущее положение f. *rangiferina* сохраняется. Однако здесь появляются и другие формы лишайника, а ближе к стволам деревьев возрастает доля f. *setigera* (рис. 1).

В сосняке чернично-бруснично-зеленомошном по сравнению с сосняком вересково-лишайниковым почти в 2 раза увеличивается доля f. *setigera* среди мха и «в окнах» и соответственно снижается доля f. *rangiferina*. Под кронами сосен соотношение этих форм остается практически неизменным. Уменьшение доли f. *rangiferina* среди мха в сосняке чернично-бруснично-зеленомошном происходит также за счет появления здесь других форм лишайника (рис. 2).

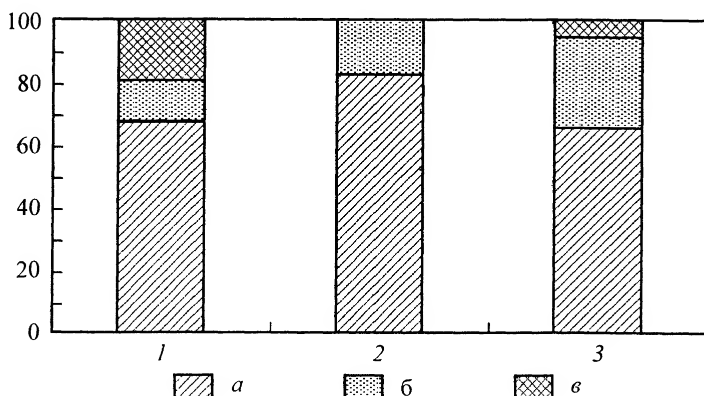


Рис. 2. Гистограмма соотношения форм *Cladonia rangiferina* в различных местообитаниях в сосняке вересково-лишайниковом.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

ТАБЛИЦА 1

Возраст подециев *Cladonia rangiferina* в зависимости от местообитания

Микрогруппировка	Форма *Cladonia rangiferina*	Сосняк чернично-брусничноно-зеленомошный		Сосняк вересково-лишайниковый	
		Средний возраст, годы			
		А	Б	А	Б
В «окнах»	Все формы	10.1 ± 0.16	14.3 ± 0.21	10.6 ± 0.12	15.1 ± 0.18
	f. *rangiferina*	10.4 ± 0.22		10.5 ± 0.15	
	f. *setigera*	9.6 ± 0.22		10.5 ± 0.35	
С *Pleurozium schreberi*	Все формы	10.2 ± 0.14	15.3 ± 0.17	10.0 ± 0.14	15.9 ± 0.15
	f. *rangiferina*	10.1 ± 0.17		10.1 ± 0.15	
	f. *setigera*	10.2 ± 0.25		9.3 ± 0.29	
Под кронами	Все формы	10.6 ± 0.16	15.1 ± 0.28	10.7 ± 0.23	16.1 ± 0.30
	f. *rangiferina*	10.5 ± 0.20		10.6 ± 0.31	
	f. *setigera*	11.0 ± 0.36		11.2 ± 0.28	

Примечание. Части подеция: А — живая, Б — сохранившаяся.

Влияние экотопа на возраст лишайников

Определение возраста *C. rangiferina* показало, что он колеблется между 14 и 16 годами. Однако при сравнении сходных микрогруппировок выявлено, что подеции в сосняке вересково-лишайниковом достигают более старшего возраста, чем в сосняке чернично-бруснично-зеленомошном (табл. 1). Вместе с тем возраст живой части подециев в двух типах леса достоверно различался только у особей, произраставших на открытых местах, в микрогруппировках без опада, что связано в основном с различиями в возрасте f. *setigera* (табл. 1).

В сосняке чернично-бруснично-зеленомошном *C. rangiferina* достигает большего возраста под кронами сосен. При этом возраст f. *rangiferina* практически одинаков в разных микрогруппировках (различия не достоверны), а особи f. *setigera* имеют наибольший возраст живой части подециев под кронами, где опада больше. Различия в возрасте подециев у форм лишайника из «окон» также достоверны (табл. 1).

В сосняке вересково-лишайниковом возраст живой части подециев (без разделения на формы), растущих среди мха, меньше, чем у особей, растущих в лишайниковых куртинах. Эти же различия характерны для f. *setigera*.

В отличие от *C. rangiferina C. mitis* не проявляет полиморфизма в рассматриваемых экотопах на беломорском побережье, поэтому анализ возраста и скорости роста проведен без учета форм.

ТАБЛИЦА 2

Возраст подециев *Cladonia mitis* в зависимости от местообитания

Микрогруппировка	Средний возраст живой части подециев, годы	
	сосняк чернично-бруснично-зеленомошный	сосняк вересково-лишайниковый
«В окнах»	11.6 ± 0.20	12.7 ± 0.30
С *Pleurozium schreberi*	12.4 ± 0.28	11.8 ± 0.30
Под кронами	12.4 ± 0.29	12.8 ± 0.24

ТАБЛИЦА 3

Годовой прирост *Cladonia rangiferina* в зависимости от местообитания

Микрогруппировка	Форма *Cladonia rangiferina*	Сосняк чернично-бруснично-зеленомошный			Сосняк вересково-лишайниковый		
		Прирост, мм					
		средний годовой	min	max	средний годовой	min	max
В «окнах»	Все формы	5.6 ± 0.06	3.2	8.6	5.3 ± 0.06	2.7	7.5
	f. *rangiferina*	5.7 ± 0.07	3.9	8.6	5.4 ± 0.07	3.7	7.5
	f. *setigera*	5.4 ± 0.12	4.1	8.4	5.4 ± 0.14	3.7	6.7
С *Pleurozium schreberi*	Все формы	6.7 ± 0.07	4.1	9.4	6.6 ± 0.07	4.2	10.0
	f. *rangiferina*	7.0 ± 0.09	4.1	9.4	6.5 ± 0.14	4.2	10.0
	f. *setigera*	6.3 ± 0.11	4.3	8.5	6.8 ± 0.19	4.8	9.3
Под кронами	Все формы	6.3 ± 0.10	3.9	13.0	6.4 ± 0.11	4.2	8.6
	f. *rangiferina*	6.5 ± 0.13	4.6	13.0	6.6 ± 0.15	4.2	8.6
	f. *setigera*	6.1 ± 0.13	3.9	8.0	5.9 ± 0.14	4.6	7.3

При сравнении возраста живой части подециев этого вида в двух типах леса выявлены сходные с *C. rangiferina* закономерности: различия достоверны только для особей, растущих на открытых местах, при этом в сосняке чернично-бруснично-зеленомошном возраст меньше, чем в сосняке вересково-лишайниковом. Возраст подециев меньше у особей из моховых подушек, чем у особей из чистых лишайниковых куртин в сосняке вересково-лишайниковом, а в сосняке чернично-бруснично-зеленомошном — в микрогруппировках с открытых участков (табл. 2).

Влияние экотопа на скорость роста лишайников

Годовой прирост подециев *C. rangiferina* в сосняке чернично-бруснично-зеленомошном был больше, чем в сосняке вересково-лишайниковом, только у особей на открытых местах. Под кронами сосен и среди мха в обоих типах леса приросты были сходны (табл. 3).

Микроусловия среды в каждом типе леса сильнее влияли на прирост лишайника. Наибольший прирост в обоих типах леса был характерен для подециев, растущих среди мха, а наименьший — «в окнах».

В обоих типах леса прирост f. *rangiferina* был либо выше, либо равнялся приросту f. *setigera*. Так, различия в приросте найдены у этих форм в сосняке чернично-бруснично-зеленомошном «в окнах» и среди мха, а в сосняке вересково-лишайниковом — под кронами (табл. 3).

ТАБЛИЦА 4

Годовой прирост *Cladonia mitis* в зависимости от местообитания

Микрогруппировка	Сосняк чернично-бруснично-зеленомошный			Сосняк вересково-лишайниковый		
	Прирост, мм					
	средний годовой	min	max	средний годовой	min	max
В «окнах»	4.7 ± 0.09	2.4	7.0	4.5 ± 0.11	3.1	7.9
С *Pleurozium schreberi*	5.6 ± 0.11	4.1	8.7	5.4 ± 0.10	3.7	7.7
Под кронами	5.1 ± 0.11	3.3	7.4	5.3 ± 0.10	3.8	7.5

Анализ данных по годовому приросту *C. mitis* в зависимости от местообитания выявил как сходные с *C. rangiferina* закономерности, так и некоторые отличия (табл. 4).

В отличие от *C. rangiferina* прирост *C. mitis* совершенно не зависел от типа леса. В то же время в сосняке чернично-бруснично-зеленомошном наблюдались достоверные различия в приросте подециев из разных микрогруппировок, причем минимальный прирост отмечен в «окнах», а максимальный — среди мха, что было характерно и для *C. rangiferina*.

В сосняке вересково-лишайниковом годовой прирост *C. mitis* на открытых местах был минимальным и достоверно отличался от прироста подециев из моховых куртин или под пологом сосен, в то время как различия в скорости роста лишайников под кронами и среди мха статистически не достоверны.

Влияние экотопа на образование апотециев у лишайников

В исследуемом районе 1/5 особей (22 %) *C. rangiferina* образует апотеции, в то время как у *C. mitis* особей с апотециями меньше (16 %). В сосняке вересково-лишайниковом образование апотециев у *C. rangiferina* происходит чаще (25 %), чем в сосняке чернично-бруснично-зеленомошном (19 % особей). Для *C. mitis*, наоборот, отмечена тенденция возрастания числа особей с апотециями в сосняке чернично-бруснично-зеленомошном (17 % особей) по сравнению с сосняком вересково-лишайниковым (14 %).

Анализ распределения особей с апотециями в зависимости от условий местообитания выявил следующее. У *C. rangiferina* наблюдается подавление образования апотециев при большей освещенности и сухости субстрата (рис. 3). Небольшое затенение способствует образованию апотециев, если влажность микроэкотопа изменяется незначительно. Условия произрастания среди мха в сосняке вересково-лишайниковом способствуют образованию апотециев у особей *C. rangiferina*, однако в сосняке чернично-бруснично-зеленомошном, эдафические и микроклиматические условия которого значительно отличаются от сосняка вересково-лишайникового, произрастание в более влажной среде среди побегов мха уже не столь благоприятно для этого вида лишайника.

Pleurozium schreberi действует угнетающе на образование апотециев у *Cladonia mitis* (рис. 4).

В обоих типах леса наиболее благоприятные условия для образования апотециев отмечены у этого вида лишайника при затенении.

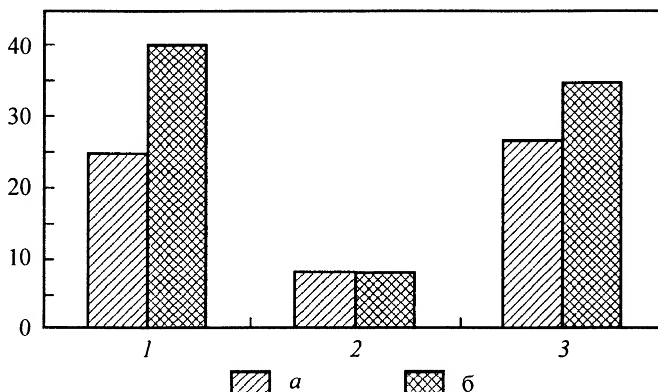


Рис. 3. Гистограмма частоты встречаемости апотеций *Cladonia rangiferina* в зависимости от условий произрастания.

1 — с *Pleurozium schreberi*, *2* — в «окнах», *3* — под кронами: *а* — сосняк чернично-бруснично-зеленомошный, *б* — сосняк вересково-лишайниковый. По оси ординат — доля, %.

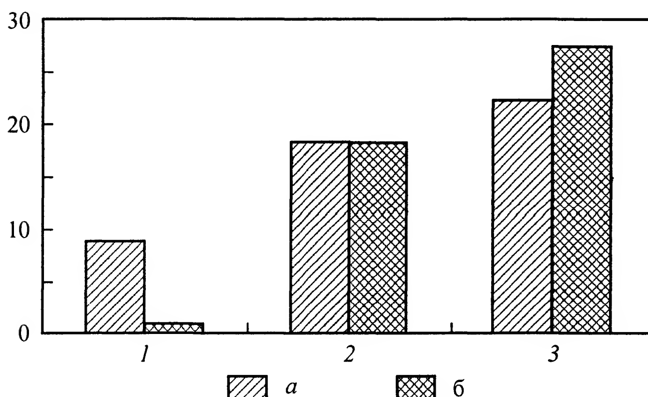


Рис. 4. Гистограмма частоты встречаемости апотеций *Cladonia mitis* в зависимости от условий произрастания.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Влияние экотопа на рост *Pleurozium schreberi*

Изменение прироста побегов *P. schreberi* показало, что в сосняке чернично-брусничнично-зеленомошном он значительно больше, чем в сосняке вересково-лишайниковом, независимо от того, взяты ли побеги из чистых моховых подушек или из лишайниковых куртин (табл. 5).

В сосняке чернично-бруснично-зеленомошном прирост побегов мха из чистых моховых подушек и из куртин лишайников рода *Cladonia* достоверно не различался. В сосняке вересково-лишайниковом некоторое уменьшение прироста мха отмечено у побегов, произраставших среди лишайников. Однако эти различия были меньше, чем различия в приросте мха, отмеченные для двух типов леса (табл. 5). В то же время в сосняке чернично-бруснично-зеленомошном побеги мха под лопастями *Peltigera aphthosa* росли медленнее. Отставание в росте у них составляло 26 % по сравнению с побегами из чистых моховых подушек.

ТАБЛИЦА 5

Прирост побегов *Pleurozium schreberi* в зависимости от местообитания

Условия произрастания *Pleurozium schreberi*	Сосняк чернично-бруснично-зеленомошный			Сосняк вересково-лишайниковый		
	Прирост, мм					
	средний годовой	min	max	средний годовой	min	max
В чистой куртине *Pleurozium schreberi*	21.9 ± 0.33	16.0	28.0	18.5 ± 0.29	12.0	29.0
Совместно с *Cladonia rangiferina* и *C. mitis*	21.3 ± 0.29	15.0	29.0	17.5 ± 0.35	10.0	25.0
Вблизи лопастей *Peltigera aphthosa*	16.2 ± 0.31	9.0	24.0			

Обсуждение

C. rangiferina и *C. mitis* — виды ксерофитных открытых ацидофильных экотопов. Однако *C. rangiferina* предпочитает слегка затененные местообитания и почвы, более богатые гумусом, в то время как *C. mitis* обильнее на олиготрофных почвах и в более открытых местах. Большая скорость роста *C. rangiferina* позволяет этому виду успешно конкурировать со мхами и противостоять экспансии *C. stellaris*. В отличие от *C. rangiferina* для *C. mitis* характерен более быстрый рост только на начальных стадиях развития, что позволяет этому виду доминировать на ранней стадии восстановления растительности после выпаса или пожара (Ahti, 1961). Эти особенности биологии видов и определили различия их реакций на экологические факторы в настоящем исследовании.

Учитывая, что слоевища кладоний отмирают при основании, в результате чего каждая веточка подеция может стать самостоятельным организмом, понятие возраста отдельной особи у кладоний имеет определенную специфику. Разложение нижней отмершей части подеция часто не дает возможности точно установить возраст исходной материнской особи, давшей начало дочерним особям, возраст которых и определяют обычно исследователи. Возраст генерации в норме отличается от возраста даже самых старых ее особей. Поэтому чем медленнее идет процесс разложения, тем точнее можно определить возраст генерации.

В целом ксерофитные условия сосняка вересково-лишайникового способствуют лучшему сохранению подециев. По-видимому, в этих условиях процессы метаболизма у лишайников протекают медленнее и процесс старения несколько заторможен. Однако среди мха процесс отмирания подециев протекает более интенсивно. Причина этого — большая обводненность моховых куртин. В ксерофитных условиях мхи образуют более плотные дернины (Отнюкова, 1985), что может неблагоприятно сказываться на развитии лишайников.

Несмотря на то что в исследуемых экотопах популяция *C. mitis* имеет больший возраст, по скорости роста она уступает *C. rangiferina*. Возможно, это связано с тем, что оптимум фотосинтетической активности у *C. rangiferina* лежит при более низких температурах (Lechowich, Adams, 1974). Будучи более теплолюбивым видом, *C. mitis* растет в более открытых и прогреваемых экотопах, но в таких местообитаниях потеря воды, без которой невозможны процессы метаболизма у лишайников, происходит быстрее, чем в более затененных и влажных местообитаниях. Возможно, именно благодаря тому, что *C. rangiferina* обитает чаще в мезофитных условиях, для нее характерна более высокая скорость роста, чем для других ягельных кладоний (Андреев, 1952; Ahti, 1961; Щелкунова, 1979, и др.).

В наших исследованиях тип фитоценоза практически не влиял на прирост обоих видов лишайников. Исключением были только особи *C. rangiferina*, обитавшие в хорошо освещенных местах — «в окнах». Это несколько противоречит литературным данным. Так, по данным Т. П. Некрасовой (1937, 1938), изучавшей влияние типа фитоценоза на прирост лишайников *C. stellaris*, наибольший прирост имели экземпляры из более влажных местообитаний. Сходная тенденция в сторону увеличения прироста у кладоний, произрастающих на болотах, отмечена В. Н. Андреевым (1952).

Как показали проведенные исследования, микроусловия среды обитания сильнее влияли на прирост обоих видов лишайников, чем тип растительного сообщества. По мнению ряда авторов (Kershaw, Rouse, 1971), микроусловия влияют на морфологические характеристики *C. rangiferina* и *C. stellaris*: выявлена положительная корреляция высоты лишайников, диаметра подециев и длины колен подециев с влажностью почвы.

Условия экотопа, и в первую очередь освещенность и влажность, влияют также на некоторые физиологические и биохимические показатели (скорость размножения фотобионта, содержание хлорофилла и лишайниковых кислот) *C. rangiferina* и *C. mitis* (Плакунова, Плакунова, 1986).

В сосняке вересково-лишайниковом при высокой сквозистости древостоя зеленые мхи развиваются ближе к стволам деревьев или в микропонижениях, не образуя обширных эдификаторных ковров. Мелкопятнистый моховой покров не столь значительно влияет на микроклимат, как в сосняке чернично-бруснично-зеленомошном. Микросреда маленьких дерновинок мха быстро изменяется в зависимости от внешних условий. В связи с этим прирост лишайников здесь практически не отличается от прироста, наблюдаемого в чистых лишайниковых куртинах, произрастающих под кронами сосен.

Выявленный нами эффект увеличения темпов прироста кустистых лишайников, обитающих среди мха и (или) среди опада под кронами сосен, означает, что в этих местообитаниях складываются более благоприятные условия для развития лишайников, чем в сильно освещенных «окнах». Об этом свидетельствует ускорение прироста (Андреев, 1952). Кроме того, в открытых местообитаниях при повышенных температурах скорость фотосинтеза у *C. rangiferina* падает, что свидетельствует о стрессовом состоянии лишайника (Teglerand, Kershaw, 1980).

Исследуемые виды не имеют ни настоящего корового слоя, ни специальных приспособлений для регуляции водного режима. И несмотря на то что они обладают большой влагоемкостью (Карев, 1955), степень увлажнения их слоевищ полностью зависит от внешних условий. По данным А. В. Домбровской (1970), в лесных фитоценозах *C. rangiferina* часто произрастает среди мхов, переплетаясь с ними боковыми веточками, что позволяет ей воспринимать содержащуюся в моховых дерновинках влагу.

В моховых дерновинках *P. schreberi* и среди опада под кронами сосен создается более влажная микросреда, способствующая удлинению времени протекания физиологических процессов. Лишайники способны расти только во влажном состоянии (Игошина, 1939; Корчагин, 1960а, и др.), а защита от высыхания приводит к удлинению периода роста и, как следствие этого, к увеличению годового прироста (Малышева, 1973; Демьянов, 1984).

Моховой ковер стабилизирует микроклимат, поддерживая большую влажность и выравнивая температурный режим (Мельничук, 1956; Дьяченко, 1976; Ипатов, Тархова, 1980, 1982; Ипатов, Трофимец, 1988, и др.). Лишайниковый ковер слабее, чем моховой, смягчает микроклимат. Даже в одинаковых условиях температуры толща лишайникового ковра нагревается больше, а его влажность в 2.5—4 раза меньше мохового. Колебания температуры и влажности в лишайниковой синузии более значительные, чем в моховой (Ипатов, Тархова, 1982, 1983).

Химические свойства субстрата также не безразличны для лишайников. Они способны поглощать питательные вещества через мертвую часть подециев, вследствие чего на субстрате, обогащенном питательными веществами, рост подециев ускоряется (Барашкова, 1963).

Почвенные факторы, в частности содержание минеральных элементов в почве, влияют на размещение мхов. Распределение куртин *P. schreberi* отрицательно коррелирует с содержанием в подстилке большого количества доступных питательных веществ (Тархова, 1970). К сожалению, нет сравнительных данных по содержанию доступных питательных веществ под мхами и лишайниками. Возможно, под покровом лишайников таких веществ еще меньше. Поэтому в настоящее время трудно сказать, какой фактор, влажность или доступность питательных веществ, в большей степени влияет на увеличение прироста лишайников среди моховых куртин.

На увеличение скорости роста среди мха может оказывать влияние и конкуренция. Мхи растут быстрее, поэтому лишайники «вынуждены вытягиваться в длину». В сфагновых дернинах *C. rangiferina* росла с той же скоростью, что и мхи (Самбук, 1936). Однако, как отмечал А. А. Еленкин (1911), живая часть их подециев незначительно длиннее, чем у обычных, не болотных форм, что свидетельствует о более быстром отмирании подециев. Оба вида лишайника на беломорском побережье могут обитать среди мхов, но у *C. mitis* раскисание нижнего наружного отмершего слоя подециев происходит несколько быстрее, чем у *C. rangiferina*.

Не исключено, что макроклиматические условия также оказывают существенное влияние на конкурентные взаимоотношения мхов и лишайников. Если в условиях северной тайги нами выявлено в основном положительное влияние *P. schreberi* на прирост лишайников, то в условиях Ленинградской (Ипатов, Тархова, 1982) и Московской областей (Толпышева и др., 1984), расположенных значительно южнее, данный вид мха отрицательно влиял на рост кустистых кладоний.

Процесс формообразования у лишайников и влияние на него экологических факторов еще недостаточно изучены. Несмотря на то что некоторые особи рода *Cladonia* характеризуются наличием гаптер на верхушках подеций, не все исследователи склонны выделять такие особи в качестве отдельной формы, считая, что подобные выросты представляют собой тератологические образования — реакцию микобионта на поранение веточек подеций личинками клещей (Schade, 1957 — цит. по Окснеру, 1974). Действительно, в лишайниковых куртинах встречается большое разнообразие клещей (Бязров, Мелехина, 1994) и некоторые «всеядные» представители питаются лишайниками (Криволуцкий, 1976). Возможно, что у *C. rangiferina* увеличение доли f. *setigera* в сосняке чернично-бруснично-зеленомошном (29 %) по сравнению с сосняком вересково-лишайниковым (19 %) обусловлено бо́льшим обилием беспозвоночных, и в частности клещей, в этом типе леса. Косвенным подтверждением такого предположения служат данные, полученные группой исследователей, работавших на островах Кандалакшского залива Белого моря (Бызова и др., 1986). По их данным, численность беспозвоночных в мохово-лишайниковых группировках на скалах значительно меньше, чем в сосняке кустарничково-зеленомошном.

Влияние экологических факторов на процесс размножения лишайников изучено недостаточно. Если относительно образования соредий большинство исследователей признает, что этот процесс стимулируют такие факторы, как повышенная влажность воздуха и затенение (Еленкин, 1921; Jahns, 1973, и др.), то относительно образования апотециев у разных видов лишайников сведения малочисленны. На Крайнем Севере апотеции у ягельных лишайников образуются очень редко (Андреев, 1952). Южнее, в условиях лесотундры и тайги, апотеции обычны и встречаются на каждом метре ягельного ковра (Ahti, 1961). Как отмечала Н. С. Голубкова (1977), свет стимулирует образование плодовых тел у некоторых видов эпифитных лишайников.

В наших исследованиях более высокая освещенность подавляла половой процесс у *C. rangiferina*. В обоих типах леса количество апотециев в «окнах» было минимальным. Несмотря на то что *C. rangiferina* более гигрофильный вид (Плакунова, Плакунова, 1986), образование апотециев у него происходит активнее в ксерофитных условиях при небольшом затенении — под кронами и среди мха. В условиях некоторого уменьшения освещенности и при одновременном увеличении влажности, что характерно для сосняка чернично-бруснично-зеленомошного, апотециев у *C. rangiferina* возникает меньше. Не исключено также, что образование апотециев зависит от минерального питания лишайника. В сосняке чернично-бруснично-зеленомошном почвы богаче, чем в сосняке вересково-лишайниковом, а богатство субстрата доступными и легко усвояемыми веществами тормозит у растений процесс образования генеративных органов (Культиасов, 1982).

Хотя *C. mitis* предпочитает более открытые, чем *C. rangiferina*, экотопы, яркое освещение также тормозит половой процесс у этого вида лишайника, но значительно меньше, чем у *C. rangiferina*. Мхи, в частности *P. schreberi*, ингибируют половой процесс у лишайников и образование апотециев у особей, растущих среди мха, — редкое явление. Известно, что мхи выделяют физиологически активные соединения — колины, создающие «напряженность аллелопатического режима» (Бойко, 1975; Banerjee, Sen, 1979). Возможно, именно эти соединения подавляют процесс образования плодовых тел у *C. mitis*.

Pleurozium schreberi — вид с широкой экологической амплитудой, но в разных регионах и экотопах оптимальные значения абиотических факторов, влияющих на его рост и продуктивность, несколько различаются (Арискина, 1962; Тархова, 1970; Малышева, 1973; Отнюкова, 1985). В ксерофитных условиях вересково-лишайнико-

вых сосняков прирост мха по сравнению с приростом в чернично-бруснично-зеленомошных сосняках меньше, что обусловлено, в первую очередь, абиотическими факторами. В более сухих условиях снижается водообеспеченность мха, что стимулирует его ветвление, приводящее к образованию более плотных подушек, где дольше сохраняется влага, а это в свою очередь приводит к уменьшению прироста (Отнюкова, 1985). На этом фоне и проявляется действие лишайников рода *Cladonia*. Аналогичное уменьшение прироста *P. schreberi* отмечено среди этих же видов кладоний и в мохово-лишайниковых сосняках Московской обл. (Толпышева и др., 1984).

Скорее всего, уменьшение прироста *P. schreberi* связано со специфическими лишайниковыми метаболитами, получившими название «лишайниковых кислот». Некоторые из этих соединений обладают ярко выраженным ингибирующим действием на сосудистые растения (Follmann, 1965; Follmann, Villagran, 1965; Follmann, Peters, 1966; Dalvi et al., 1972; Huneck, Schreiber, 1972; Lawrey, 1977a, b; Huovinen, Lampero, 1988 — цит. по Kaitera et al., 1996, и др.). По мнению А. М. Гродзинского (1965), в неблагоприятных условиях чувствительность растений к физиологически активным веществам оказывается более высокой и биохимические влияния растений становятся наиболее экологически важными.

В чернично-бруснично-зеленомошных сосняках, где условия для произрастания мха благоприятны, влияние *Peltigera aphthosa* перекрывает действие микроклиматических и топографических факторов. В отличие от видов рода *Cladonia*, имеющих кустистые слоевища, у *P. aphthosa* слоевище листоватое, поэтому значительные части побегов *Pleurozium schreberi* находятся под лопастями лишайника (только их верхушки выступают из-под лопастей), поэтому они испытывают недостаток света и продукция фотосинтеза резко снижается. Побеги мхов, находящиеся под лопастями лишайников *Peltigera*, постепенно желтеют и отмирают, не образуя спорогоны (Tolpysheva, Abramova, 2000).

P. aphthosa, так же как и виды рода *Cladonia*, синтезирует лишайниковые кислоты (Vitikainen, 1994). Лишайниковые кислоты обычно располагаются на гифах сердцевинного слоя. У *P. aphthosa* нижний коровый слой отсутствует и гифы сердцевинного слоя, наряду с ризинами — органами прикрепления, могут контактировать с побегами мхов, и таким образом лишайниковые кислоты могут оказывать воздействие на мхи не через субстрат, а непосредственно. Не исключено также, что подобный тесный контакт с побегами мхов позволяет лишайнику перехватывать часть питательных веществ. С. И. Глуздаков (1967) отмечал, что срастание ризин лишайников рода *Peltigera* с ризоидами некоторых зеленых мхов способствует усилению водоснабжения и минерального питания этих организмов. У *P. aphthosa* абсорбция воды и растворимых минеральных питательных веществ осуществляется пассивно под действием капиллярной силы вдоль гидрофильных гиф ризин нижней поверхности (Honegger, Hugelshofer, 2000), поэтому развитие на мхах, дольше удерживающих влагу, выгодно лишайнику.

Таким образом, проведенное исследование показало, что в условиях северной тайги на рост лишайников сильнее влияют микроусловия среды обитания и в меньшей степени тип фитоценоза. В то время как на рост мха влияние типа растительного сообщества более значимо, чем влияние кустистых лишайников. Однако лишайники, имеющие листоватые слоевища, могут подавлять рост моховых побегов даже в условиях, благоприятных для произрастания мхов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аврамчик М. Н. Прирост ягеля в центральной части бассейна реки Анадырь // Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1954. Т. 39. Вып. 3. С. 437—441.

Андреев В. Н. О приросте кустистых лишайников // Докл. АН СССР. 1952. Т. 85. № 4. С. 909—912.

Андреев В. Н. Прирост кормовых лишайников и приемы его регулирования // Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1954. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 9. С. 11—74.

Арискина Н. П. Моховые синузии в напочвенном покрове хвойных фитоценозов Татарской республики // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 5. С. 658—672.

Бакаева М. В., Галанин А. В. Об экологической роли лишайникового покрова в беломошных борах средней Вычегды // Экология. 1985. № 2. С. 25—30.

Барашкова Э А. Питание кладоний через мертвую часть подециев // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 4. С. 588—591.

Барыкина В. В. Урожаи некоторых ягодников на островах Кандалакшского залива // Тр. Кандалакшского гос. заповедника. Мурманск, 1969. Т. 7. С. 178—189.

Бертенева О. Д., Полякова Е. А., Русин Н. П. Режим естественной освещенности на территории СССР. Л., 1971. 238 с.

Бойко М. Ф. К вопросу о роли мохового покрова в некоторых типах сосновых лесов Левобережного Полесья УССР // Физиол.-биохим. основы взаимодействия растений в фитоценозах. Киев, 1975. Вып. 6. С. 76.

Бызова Ю. Б., Уваров А. В., Губина В. Г. Почвенные беспозвоночные беломорских островов Кандалакшского заповедника. М., 1986. 312 с.

Бязров Л. Г., Мелехина Е. Н. Панцирные клещи в лишайниковых консорциях лесотундры Северной Лапландии (Финляндия) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 3. С. 40—45.

Вехов В. Н., Богданова Н. Е. Флора Беломорской биологической станции МГУ // Тр. бот. сада Моск. гос. ун-та. 1971. Вып. 7. С. 5—34.

Глуздаков С. И. Новое в экологии и внутривидовых отношениях у лишайников в биогеоценозах // Проблемы экологии. Томск, 1967. Т. 1. С. 82.

Голубкова Н. С. Внешнее и внутреннее строение лишайников. Отношение лишайников к субстрату и другим факторам внешней среды // Жизнь растений. М., 1977. Т. 3. С. 390—430.

Гродзинский А. М. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. Киев, 1965. 430 с.

Демьянов В. А. Влияние *Larix gmelinii* (*Pinaceae*) на прирост и возраст кустистых лишайников на верхней границе леса // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 11. С. 1520—1523.

Домбровская А. В. Лишайники Хибин. Л., 1970. 184 с.

Дьяченко А. П. Фотосинтез арктических мхов в естественных условиях // Экология. 1976. № 1. С. 92—95.

Евдокимова Т. И. О токсичности некоторых мхов и лишайников в отношении азотобактера в почвах Карелии // Вестн. МГУ. 1962. Сер. почвовед. № 8. С. 88—91.

Евдокимова Т. И. О характере почвенного покрова территории Беломорской биологической станции МГУ // Вестн. МГУ. 1972. Сер. биол. и почвовед. № 3. С. 69—78.

Елагин И. Н. Фенология некоторых лесных мхов // Лесоведение. 1968. № 2. С. 68—73.

Еленкин А. А. Флора лишайников Средней России. Юрьев, 1911. Часть 3—4. С. 361—676.

Еленкин А. А. Лишайники как объект педагогики и научного исследования. Пг., 1921. 132 с.

Игошина К. Н. Рост кормовых ягелей на Приуральском Севере // Тр. НИИСХ полярн. землед., животн. и промыслов. хозяйств. 1939. Сер. Оленеводство. Вып. 4. С. 7—27.

Ипатов В. С., Тархова Т. Н. О микроклимате местообитаний моховых и лишайниковых синузий сосняка зеленомошно-лишайникового // Экология. 1980. № 3. С. 39—45.

Ипатов В. С., Тархова Т. Н. Микроклимат моховых и лишайниковых синузий в сосняке зеленомошно-лишайниковом // Экология. 1982. № 4. С. 27—32.

Ипатов В. С., Тархова Т. Н. Взаимовлияния моховых и лишайниковых синузий в зеленомошно-лишайниковых сосняках // Экология. 1983. № 1. С. 20—26.

Ипатов В. С., Трофимец В. И. Влияние лишайниковых и зеленомошных ковров на водный режим верхнего корнеобитаемого слоя почвы в сухих сосняках // Экология. 1988. № 1. С. 19—23.

Карев Г. И. О влагоемкости кормовых лишайников // Бот. журн. 1955. Т. 40. № 5. С. 706—709.

Корчагин А. А. Определение возраста и длительности жизни лишайников // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960а. Т. 2. С. 315—330.

Корчагин А. А. Определение возраста и длительности жизни мхов и печеночников // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960б. Т. 2. С. 279—314.

Криволуцкий Д. А. Роль панцирных клещей в биогеоценозах // Зоол. журн. 1976. Т. 55. Вып. 2. С. 226—236.

Культиасов И. М. Экология растений. М., 1982. 380 с.

Малышева Т. В. Характер сезонного развития мхов и лишайников в сосняках южной тайги // Продуктивность и структура растительности молодых сосняков южной тайги. М., 1973. С. 110—142.

Малышева Т. В. Роль мохообразных и лишайников в жизни леса. М., 1992. Т. 1—2. 390 с.

Мельничук В. М. Температурный режим моховых дернинок // Укр. бот. журн. 1956. Т. 13. № 2. С. 61—63.

Некрасова Т. П. Изучение прироста ягеля в Лапландском заповеднике // Сов. ботаника. 1937. № 2. С. 103—105.

Некрасова Т. П. О приросте *Cladonia alpestris* // Сов. ботаника. 1938. № 3. С. 114—116.

Окснер А. Н. Определитель лишайников СССР. Л., 1974. Вып. 2. 284 с.

Отнюкова Т. Н. Экология некоторых видов мхов напочвенного покрова в лесах Муйской котловины (зона БАМа) // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 10. С. 1373—1380.

Паринкина О. М., Пийн Т. Почвенный микробоценоз как индикатор условий среды под покровом лишайников // Лихеноиндикация состояния окружающей среды. Таллин, 1978. С. 107—113.

Плакунова О. В., Плакунова В. Г. Влияние экологических условий на физиологическое состояние лишайников рода *Cladina* // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1986. № 2. С. 279—289.

Рыкова Ю. В. Распространение и запасы кустистых лишайников на северо-востоке Якутии // Растительность и почвы субарктической тундры. Новосибирск, 1980. С. 124—139.

Самбук Ф. В. Прирост и возобновление лишайников // Природа. 1936. № 6. С. 79—90.
Справочник по климату СССР. Л., 1965. Вып. 2. 350 с.
Тархова Т. Н. Изучение динамики роста и разрастания некоторых зеленых мхов // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 7. С. 1117—1121.
Тархова Т. Н. О влиянии почвенных факторов на развитие мхов // Экология. 1970. № 4. С. 30—39.
Толпышева Т. Ю., Малышева Т. В., Костенчук Н. А. О взаимоотношениях напочвенных лишайников и мхов // Биол. науки. 1984. № 1. С. 67—72.
Щелкунова Р. Н. Прирост кормовых лишайников и их распространение на Енисейском севере // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 8. С. 1111—1121.
Ahti T. Taxonomic studies on reindeer lichens (*Cladonia*, subgenus *Cladina*) // Ann. Bot. Soc. «Vanamo». 1961. T. 32. N 1. P. 1—160.
Banerjee R. D., Sen S. P. Antibiotic activity of bryophytes // Bryologist. 1979. Vol. 82. N 2. P. 141.
Dalvi R., Singh B., Salunkhe D. Physiological and biochemical investigations on the phytotoxicity of usnic acid // Phyton. Rev. Int. Bot. Exp. 1972. Vol. 29. N 1—2. P. 63—72.
During H. J., Van Tooren B. F. Bryophyte interactions with other plants // Bot. J. Linn. Soc. 1990. Vol. 104. P. 79—98.
Follmann G. Flechtenstoffe und Stecklingsbewurzelung // Naturwissenschaften. 1965. Bd 52. Hf 10. S. 266.
Follmann G., Peters R. Flechtenstoffe und Bodenbildung // Z. Naturforsch. 1966. Bd 21b. Hf 4. S. 386—387.
Follmann G., Villagran V. Flechtenstoffe und Zellpermeabilitat // Z. Naturforsch. 1965. Bd 20b. Hf 7. S. 723.
Honegger R., Hugelshofer G. Water relations in the *Peltigera aphthosa* group visualized with LTSEM techniques // Bibl. Lichenol. 2000. Vol. 75. P. 113—126.
Huneck S., Schreiber K. Wachstumsregulatorische Eigenschaften von Flechten — und — Moos — Inhaltsstoffen // Phytochemistry. 1972. Bd 11. N 8. S. 2429—2434.
Jahns H. M. Anatomy, morphology and development // The Lichens / Ed. by V. Ahmadjian, M. E. Hale. New York, 1973. P. 3—58.
Jarranton G. A. Population growth in *Cladonia stellaris* (Opiz.) Pouz. et Vezda // New Phytol. 1975. Vol. 75. P. 99—110.
Kaitera J. A., Helle T., Jalkanen R. E. The effect of *Alectoria sarmentosa*, *Bryoria fuscescens*, and *Bryoria fremontii* extracts and usnic acid on the growth of *Gremmeniella abietina* in vitro // Can. J. Bot. 1996. Vol. 74. P. 352—359.
Kershaw K. A. Physiological ecology of lichens. London, 1985. 293 p.
Kershaw K. A., Rouse W. R. Studies on lichen-dominated systems. II. The growth pattern of *Cladonia alpestris* and *Cladonia rangiferina* // Can. J. Bot. 1971. Vol. 49. N 8. P. 1401—1410.
Lawrey J. D. Inhibition of moss spore germination by acetone extracts of terricolous *Cladonia* species // Bull. Torrey Bot. Club. 1977a. Vol. 104. P. 49—52.
Lawrey J. D. Adaptive significance of o-methylated lichen depsides and depsidones // Lichenologist. 1977b. Vol. 9. P. 137—142.
Lechowicz M. J., Adams M. S. Ecology of *Cladonia* lichens. II. Comparative physiological ecology of *C. mitis*, *C. rangiferina* and *C. uncialis* // Can. J. Bot. 1974. Vol. 52. N 2. P. 411—422.
Magnusson M. Competition and succession of bryophytes and lichens in an outer coastal dune area in southern Sweden // Cryptogam. Bryol. et Lichenol. 1983. N 4. P. 335—355.
Oksanen J. Interspecific contact and association in sand dune vegetation dominated by bryophytes and lichens // Ann. Bot. Fennici. 1984. Vol. 21. N 2. P. 189—199.
Scotter G. W. Growth rates of *Cladonia alpestris*, *C. mitis* and *C. rangiferina* in the Taltson River Region. N. W. T. // Can. J. Bot. 1963. Vol. 41. N 8. P. 1190—1202.
Smith D. C. The biology of lichen thalli // Biol. Rev. 1962. Vol. 37. P. 537—570.
Smith A. J. E. Bryophyte ecology. London; New York, 1982. 388 p.
Teglerand B., Kershaw K. A. Studies on lichen-dominated systems. XXIII. The control seasonal rates of net photosynthesis by moisture, light and temperature in *Cladonia rangiferina* // Can. J. Bot. 1980. Vol. 58. N 17. P. 1851—1858.
Tenhunen J. D., Lange O. L., Hahn S. et al. The ecosystem role of poikilihydric tundra plants // Arctic ecosystems and changing climate / Ed by F. S. III Chapin. R. L. Jefferies, J. F. Reynolds et al. San Diego, 1992. P. 213—237.
Tolpysheva T., Abramova L. Mosses as a substrate for *Peltigera* spp. in Karelia (Russia) // Abst. of the Fourth IAL Symposium Progress and Problems in Lichenology at the Turn of the Millennium. Barcelona, 2000. P. 55.
Vitikainen O. Taxonomic revision of *Peltigera* (Lichenized Ascomycotina) in Europe // Acta Bot. Fennica. 1994. Vol. 152. P. 1—96.

SUMMARY

Growth of *Cladonia rangiferina* (taking into account two forms of the species). *C. mitis* and *Pleurozium schreberi* was studied in the heath-lichen pine forest (1) and in the bilberry-cowberry pine forest with *Pleurozium* and other mosses (2). The age of *C. mitis* was more than that of *C. rangiferina* in the both forest types. In (2) pine forest the destruction of a lower part of the lichen podetia was quicker. than in (1) pine forest. *C. rangiferina* had higher growth rate than *C. mitis*. As usually. the type of forest had no influence on growth of the lichens.

In the both forest types the lichens showed the minimal growth in exposed places and the maximal growth among *P. schreberi*. Higher illumination suppressed the process of apothecia formation. *C. rangiferina* was more sensitive to the illumination than *C. mitis*. *C. mitis* had minimum apothecia among *P. schreberi*. The forest type had more influence on growth of *P. schreberi* than that of *Cladonia* ssp. *P. schreberi* grew more slowly under *Peltigera aphthosa* thalli, than among mosses or *Cladonia* ssp.

УДК 582.999

Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 7

© А. К. Скворцов

ЕЩЕ РАЗ О ПРЕДЛИСТЬЯХ У *COMMELINACEAE*

A. K. SKVORTSOV. ONCE MORE ON PROPHYLLS IN *COMMELINACEAE*

Главный ботанический сад
Москва
Поступила 27.12.2002

Наблюдения над предлистьями 6 видов сем. *Commelinaceae* свидетельствуют, что коммелиновые имеют в начале побега 2 профилла (предлиста). В случае внутривлагалищного ветвления профиллы попарно срастаются, но и в этом случае сохраняются их 2 главные жилки (кили), иногда несколько неравные и не вполне симметричные; они могут заканчиваться 2 отчетливо раздельными вершинами. Основания килей предлиста определяют собой листорасположение дочернего побега. Дана критическая оценка взглядов В. В. Чуба и Е. В. Мавродиева (2001) на морфологическую структуру предлиста.
Ключевые слова: морфология, профилл, однодольные, *Commelinaceae*.

В нашем сообщении на конференции по эволюции злаков (Скворцов, Костина, 1994) мы обратили внимание на значительное сходство между злаками и коммелиновыми в морфологии предлистьев вегетативной сферы. На основании исследованного тогда материала достаточно отчетливо следовало, что у коммелиновых, как и у злаков, предлист парный (т. е. филлома 2). Но наша публикация носила тезисный характер, не имела иллюстраций и в основном была посвящена злакам. Поэтому в отношении коммелиновых могла показаться недостаточно убедительной. В недавней статье В. В. Чуб и Е. В. Мавродиев (2001) опровергают наши выводы в отношении коммелиновых и обосновывают противоположную точку зрения — представление о единственном предлисте у сем. *Commelinaceae*. В связи с этим возникла необходимость дать более развернутое изложение наших материалов и представлений. В отношении злаков это уже сделано (Skvortsov, 2003). Коммелиновым посвящается настоящее сообщение. В нем высказываются и некоторые критические замечания по поводу статьи Чуба и Мавродиева.

Под названием профилл (предлист) понимаются самые нижние, первые (один или два; большее число проблематично) филломы побега, так или иначе отличающиеся от последующих. В одних случаях профиллы могут резко отличаться от полностью развитых листьев побега, в иных — наоборот, практически неотличимы. В любом случае профиллы, будучи первыми филломами побега, кладут начало характерному для данного таксона листорасположению на этом побеге.

Очень существенные различия в профиллах могут проявляться даже в рамках одного растения в зависимости от характера ветвления и от того, к какой сфере — вегетативной или генеративной — они относятся. К числу профиллов по определению принадлежат и первые филломы всего растения — семядоли.

Совокупность имеющихся данных позволяет считать, что начальным для покрытосеменных числом профиллов на каждом побеге было 2. Следовательно, однодольность вторична, и разные группы могли прийти к ней разными путями и на разных ступенях филогенеза. Особую морфологическую значимость профиллам как раз и придает их причастность к проблеме одно- или двудольности.

На рис. 1 изображено внутривлагалищное ветвление *Callisia elegans*. Влагалище кроющего листа вырезано и сам материнский побег срезан на уровне узла этого листа

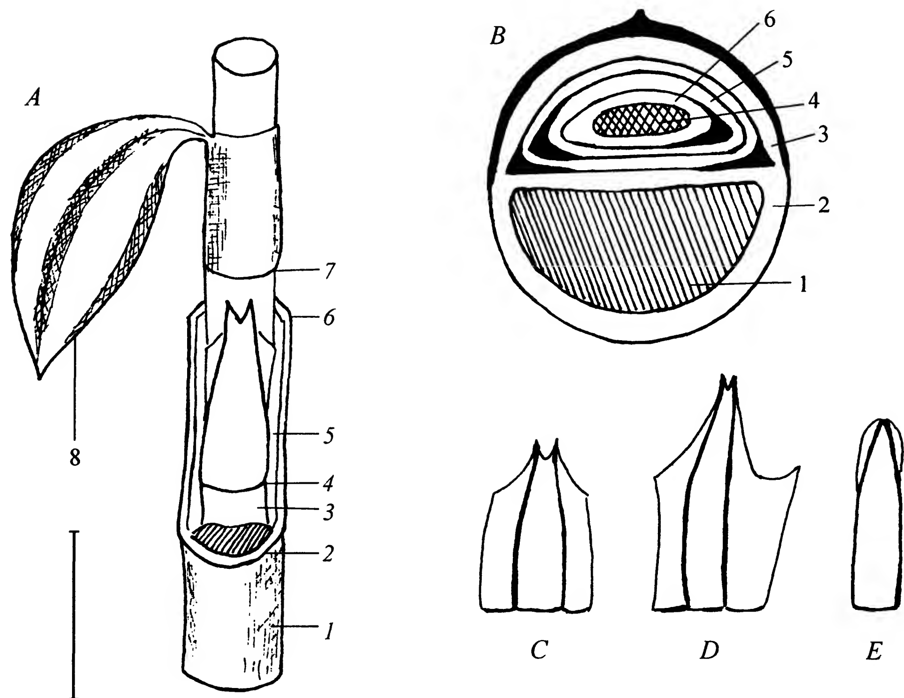


Рис. 1. Строение предлистьев у *Commelinaceae*.

A: Внутривлагалищное ветвление *Callisia elegans*. *1* — материнский побег, *2* — срез материнского побега на уровне узла, *3* — гипоподий дочернего побега, *4* — первый узел дочернего побега, *5* — двукилевой и двувершинный профилл, *6* — оставшаяся необрезанной часть влагалища материнского кроющего листа, *7* — узел дочернего побега, от которого отходит первый развитый лист, *8* — пластинка этого листа. *B*: Диаграмма внутривлагалищного ветвления *Callisia elegans*. *1* — ось материнского побега, *2* — материнский кроющий лист, *3* — профилл дочернего побега (двукилевой), *4* — ось дочернего побега, *5* — первый развитый лист дочернего побега, *6* — второй лист. *C*: *Callisia elegans* — предлист отрезан, разрезан вдоль на абаксиальной стороне и распластан. *D*: *Setcreasea purpurea*. Изолированный, разрезанный вдоль по абаксиальной стороне и распластанный предлист. Отчетливо выражена его асимметричность. *E*: *Tradescantia albiflora*. Изолированный предлист, вполне симметричный. Две главные жилки наверху близко сходятся, но друг с другом не связываются. Масштабная линейка — 1 см.

и удален. Хорошо видны основание дочернего побега (= гипоподий), первый узел дочернего побега и двукилевой профилл. Особенно обращает на себя внимание резко выраженная двукилеватость и двувершинность профилла и слабость жилкования пленочки между килями. Отдельно показаны: изолированный цельный профилл; профилл, разрезанный (вспоротый) по абаксиальной стороне и развернутый; диаграмма ситуации. На рис. 1 изображены профиллы *Tradescantia albiflora* и *Setcreasea purpurea* — изолированные и разрезанные по абаксиальной стороне. Опять отчетливо видны два киля с независимыми верхушками жилок и тонкая пленочка между ними.

Так как верхушки — самые старые части листа, их независимость свидетельствует, о том, что предлист первоначально заложился в виде двух отдельных соседних образований, которые позже срослись. Именно поэтому (а не случайно) расстояние между килями постепенно книзу увеличивается, а основание килей приобретает положение, фиксирующее листорасположение дочернего побега (оно и отображено на диаграмме).

Чуб и Мавродиев не уделили внимания двувершинности предлистьев. В их работе на рис. 2 изображены начальные филломы интравагинальных побегов 7 видов коммелиновых. На них всех достаточно отчетливо видны двукилевые профиллы. Но все они изображены одновершинными. Вполне вероятно, что у многих видов двувершинность предлиста неотчетлива и потому сомнительна. Но вот рис. 3, *11* (*Callisia elegans*) (Чуб, Мавродиев, 2001 : 7) озадачивает: этому виду свойственна отчетливая двувершинность профиллов, как изображено нами на рис. 1.

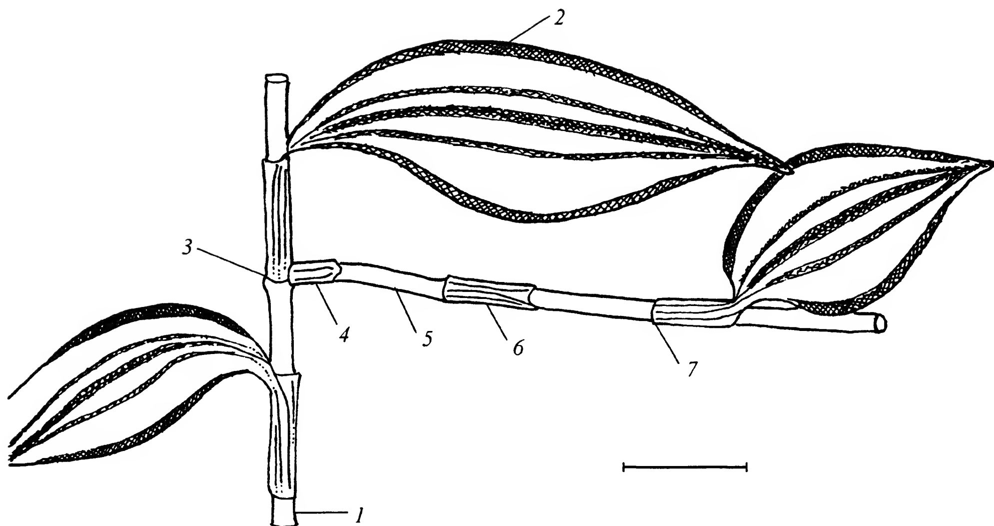


Рис. 2. Внутривлагалищное ветвление *Zebrina pendula*.

1 — материнский побег, *2* — материнский кроющий лист, *3* — узел материнского побега и слившийся с ним первый узел дочернего побега, *4* — первый профилл, *5* — мезоподий, *6* — второй профилл, *7* — третий узел дочернего побега, несущий первый лист с развитой пластинкой. Масштабная линейка — 1 см.

Чуб и Мавродиев также не уделили должного внимания тому факту, что основания килей профиллов определяют листорасположение дочернего побега. Если профилл — один филлом, то как он может определить положение двух рядов листьев? Ситуация особенно четко видна, если построить диаграмму (рис. 1). К сожалению, Чуб и Мавродиев такой диаграммы не построили.

Пожалуй, главный аргумент Чуба и Мавродиева в пользу единственности профилла тот, что пазушные почки у профиллов если бывают, то только по одной и у более сильной жилки. Но, например, у злаков нередки пазушные почки у обоих килей предлиста. У злаков часто можно установить, какой из пары сросшихся профиллов нижний (первый), а какой верхний (второй), и тогда всегда оказывается, что второй развит сильнее первого. А если почки возобновления заложены только у основания одного киля, то почти наверняка это будет второй предлист. Коммелиновые более злаков склонны к асимметриям, и нет ничего удивительного в том, что у них пазушные почки бывают только у более сильного профилла. Вероятно, это тоже всегда второй профилл.

Чуб и Мавродиев, считая профилл коммелиновых одним филломом, полагают, что 2 киля у профилла появляются из-за некой тесноты во влагалище кроющего листа, «вследствие деформации его (профилла) примордия материнской осью». Это объяснение и ранее прилагавшееся рядом авторов к профиллу злаков, несмотря на кажущуюся простоту и очевидность, на самом деле ничего не объясняет, а, наоборот, вызывает недоуменные вопросы.

Если два киля профилла — деформация, тогда где же норма? Говорить о деформациях можно по отношению к каким-то особенным, отдельным случаям. Но образование двукилевого профилла — это не особый аномальный случай, а факт стандартного нормального морфогенеза, воспроизводящийся тысячи и миллионы раз. Если вместо точного описания морфологии и интерпретации наблюдаемых структур в морфологических же терминах упомянутые авторы говорят о стеснении, деформации, то где же нормальная морфология таксона? Идя и дальше таким путем, мы будем изучать не детали формы и величины лепестков, тычинок и пестиков, а начнем сначала обращать внимание на тесноту в цветочных почках, которая якобы и

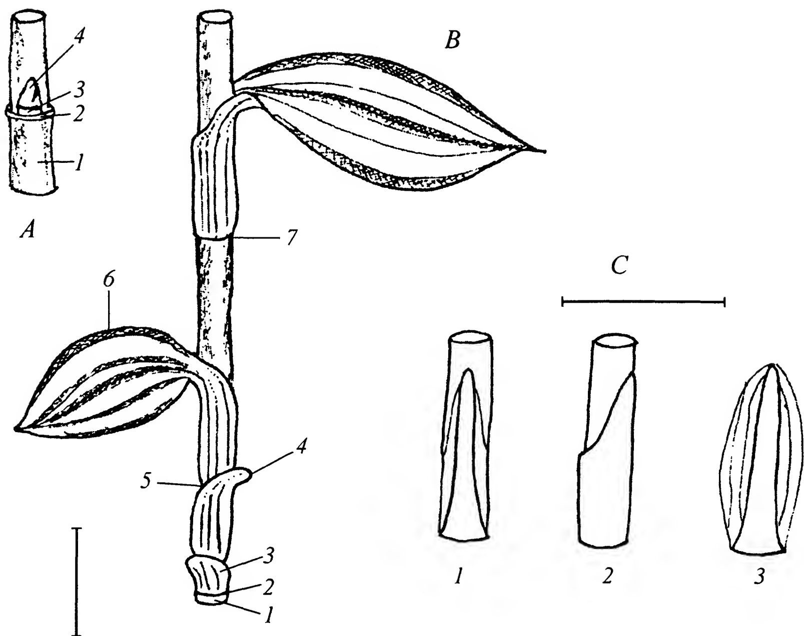


Рис. 3. Строение предлистьев у *Commelinaceae*.

A: — *Tradescantia lanata* (опушение не показано), кроющий лист удален. Дочерняя пазушная почка на ранней стадии. *1* — материнский побег; *2* — срез кроющего листа; *3* — гипоподий; *4* — почечка, скрытая в предлисте; предлист заметно асимметричный. *B*: *Tradescantia lanata* (опушение не показано); сформированный побег, заложившийся интравагинально (см. *A*), но затем разорвавший влагалище кроющего листа. *1* — очень короткий гипоподий; *2* — первый узел; *3* — профилл, смещенный вбок и не имеющий развитых килей, закрывает собой второй узел; *4* — катафилл с зеленым кончиком; *5* — третий узел; *6* — отходящий от третьего узла лист с развитой пластинкой; *7* — четвертый узел. *C*: *Phaeosphaerion* sp. Предлист: *1* — *in situ*; *2* — в профиль; *3* — разрезанный вдоль и развернутый, вид с внутренней стороны. Масштабная линейка — 1 см.

определяет параметры всех деталей цветка. Но если специфическое давление во влагалищах кроющих листьев действительно существует (пытался ли кто-нибудь его измерить?) и если оно действительно необходимо для формирования двух килей, то разве тогда не следует заключить, что это давление и создается именно для того, чтобы обеспечить нормальное срастание двух профиллов в нормальную же двукилевую структуру?

Прямым доказательством существования у коммелиновых двух профиллов можно считать картину, наблюдаемую у *Zebrina pendula* (рис. 2). Два филлома, представленные только цилиндрическими влагалищами, совершенно сходны между собой (впрочем, следуя вышеупомянутому правилу, второй несколько крупнее первого). Неразличимые, на первый взгляд, дорсальная и вентральная стороны этих влагалищ при внимательном рассмотрении устанавливаются определенно и оказываются ориентированными в плоскости, перпендикулярной к плоскости листорасположения материнского побега. Конечно, можно назвать предлистом только один первый филлом, а второй считать просто катафиллом. Чуб и Мавродиев так и поступают. Но для непредубежденного наблюдателя 2 филлома очень уж сходны, и не только по внешнему виду, но и по своему морфологическому значению: они вместе определяют листорасположение дочернего побега.

Вышеописанные отчетливые картины наблюдались не у всех видов. Например, у *Phaeosphaerion* sp. предлист имеет очень отчетливые кили, но он не двувершинный, а имеет одну закругленную вершину с анастомозирующими жилками (рис. 3, *C*).

Еще менее отчетлива ситуация у *Tradescantia lanata*. Здесь двукилевой предлист имеет достаточно характерную внешность только на стадии ранней почки и уже здесь сильно асимметричен и жилкование очень слабое (рис. 3, *A*, *B*). Далее он превраща-

ется в низенькую пленчатую каемку, сдвинутую набок и уже совершенно непохожую на тот удлиненный двукилеватый и двувершинный профилл, который мы видели у *Callisia elegans*.

Однако разгадка подобных нетипичных ситуаций лежит именно в плане их сопоставления с ситуациями более отчетливыми, с которых и было начато изложение.

В заключение уместно одно замечание. Чуб и Мавродиев утверждают, что «на основании интерпретации Скворцова и Костиной (1994) переход от 1 предлиста к 2 должен осуществляться путем расщепления единственного предлиста и активизации точки роста в основании второго киля». Здесь какое-то недоразумение. Эту фразу я просто не понимаю, следовательно, и авторами подобной «интерпретации» мы быть никак не могли.

Благодарности

Сердечно благодарю М. В. Костину за помощь в подготовке рисунков и в компьютерном наборе рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Скворцов А. К., Костина М. В. О морфологии и гомологии профиллов // Систематика и эволюция злаков. Матер. междунар. совещ. Краснодар, 1994. С. 72—74.

Чуб В. В., Мавродиев Е. В. Морфологические особенности листовых серий в семействе *Commelinaceae* в связи с вопросом о числе и гомологии профиллов однодольных // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 4. С. 1—11.

Skvortsov A. K. Prophylls in grasses: three storeys of homology // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003.

SUMMARY

Observations of prophylls in 6 species of *Commelinaceae* attest that the family members have 2 prophylls at the base of a new shoot. In the case of intravaginal ramification, the prophylls are coalescent by pairs, but even so, their two main keels are present, sometimes more or less unequal and asymmetric; they may be ending in separate tips. Bases of the determine the phyllotaxis of the daughter shoot.

Critical remarks are presented on the views of Choob and Mavrodiev (2001) on the morphological structure of the prophyll.

УДК 581.9(470.22)(571.16-21) Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 7

© Н. Н. Панасенко

ФЛОРА СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ГОРОДА БРЯНСКА

N. N. PANASENKO. FLORA OF VASCULAR PLANTS OF BRYANSK TOWN

Брянский государственный университет
241036 Брянск, ул. Бежицкая, 14
Факс (0832) 46-63-53
E-mail: trocr@bgpi.bitmchit.bryansk.su
Поступила 15.01.2001
Окончательный вариант получен 08.08.2002

Флора Брянска представлена 730 видами сосудистых растений. На территории города выделено 6 макроэкотопов. Проанализированы систематическая структура, спектр жизненных форм, фитоценотическая приуроченность видов, структура адвентивной фракции городской флоры. Установлено, что состав флоры зависит от степени сохранности естественной растительности, уровня и характера антропогенного воздействия; деятельность человека привела к синантропизации и унификации городской флоры; за счет фрагментов естественной растительности флора города сохраняет некоторые зональные черты.

Ключевые слова: урбанофлора, макроэкотоп, антропогенная трансформация, адвентивные виды, Брянск.

Исследование урбанофлор и особенностей их формирования является одним из актуальных направлений современной флористики (Бурда, 1991; Ильминских, 1993; Юрцев, 2000). Материалы о современном состоянии городской флоры и прогноз ее возможных изменений необходимы для комплексного изучения природы региона, оценки экологической ситуации и организации мониторинга на исследуемой территории.

Флоры городов Брянской обл. до настоящего времени не являлись объектом исследования. Отдельные данные об их составе встречаются в геоботанических и флористических работах (Булохов, 1974; Алексеев и др., 1975; Босек, 1975; Алексеев, Макаров, 1977; Булохов и др., 1981; Скворцов и др., 1982; Харитонцев, 1986; Булохов, Величкин, 1998).

Материал и методика

Город Брянск, основанный в 985 г., — крупный промышленный и административный центр, где проживает 463 тыс. человек. Площадь города составляет около 230 км^2.

Он расположен на стыке природных зон — широколиственных и хвойно-широколиственных лесов в западной части Среднерусской возвышенности.

Городская среда характеризуется значительной ландшафтной гетерогенностью. Территория Брянска расположена в пределах ландшафтов долины р. Десны и ополий. На территории города четко прослеживаются границы естественных ландшафтов и выделяются плакорные, склоновые, пойменные и надпойменно-террасовые местности. Плакорные местности (ландшафт ополий) застроены или распаханы. Местности, представленные долинными (ландшафт долины р. Десны) и овражно-балочными (ландшафт ополий) склонами, большей частью застроены, хотя есть участки, антропогенная нагрузка на которые невелика. В ландшафте долины р. Десны выделяются пойменные и надпойменно-террасовые местности. Пойма используется под сенокосные и пастбищные угодья. Селитебные, садово-полевые, промышленные и дорожно-линейные антропогенные ландшафты занимают практически всю площадь центральной поймы и террас в пределах городской черты.

На основе ландшафтного подхода на городской территории выделены следующие макроэкотопы (МЭ), соответствующие рангу местности в структуре ландшафта: плакор, долинные склоны, балки, пойма, террасы, окрестности города в пределах террас. Каждому из МЭ соответствует одноименная флора. Данная структура городской флоры отличается от традиционно выделяемых в урбанофлористике (Клауснитцер, 1990; Ильминских, 1993; Moraczewski, Sudnik-Wojcikowska, 1994; Wittig, 1995; Вахненко, 2000), где за основу положен характер застройки и пространственно-временной аспект освоения территории. В некоторой степени наша дифференциация городского ландшафта совпадает с классификацией экотопов, предложенной Р. И. Бурдой (1991).

Флору города исследовали маршрутным методом в 1998—2001 гг. В состав флоры включены адвентивные виды, в самопроизвольном произрастании которых нет сомнений. Для анализа полученных данных использовали общепринятые методы (Юрцев, 1968; Толмачев, 1974). Фитоценотическая приуроченность вида к определенному классу синтаксонов устанавливалась по сводкам западноевропейских ботаников (Rothmaler, 1976; Oberdorfer, 1994; Ellenberg, 1994) с использованием работ А. Д. Булохова (1992, 2001), А. П. Кисляковской (Кисляковская и др., 2000) и Л. А. Радченко (1999). Латинские названия указаны по сводке С. К. Черепанова (1995).

Результаты и обсуждение

Флора Брянска включает в себя 730 видов, принадлежащих 338 родам, 94 семействам сосудистых растений. Наибольшую роль во флоре играют покрытосеменные — 98.3 %, а среди них двудольные — 78.4 %. Участие однодольных во флоре

ТАБЛИЦА 1

Показатели флористического богатства флоры г. Брянска и отдельных макроэкотопов

Характеристики флоры	Территория города				Отдельные макроэкотопы					
	TF	AbF	SF	AdF	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*
Число видов	730	522	452	208	306	374	328	422	410	365
Число родов	403	296	289	157	203	235	206	239	269	236
Число семейств	94	84	61	46	57	62	60	67	64	65
Среднее число видов в роде	1.81	1.76	1.56	1.32	1.51	1.59	1.59	1.77	1.52	1.55
Пропорции флоры	1 : 4.3 : 7.8	1 : 3.5 : 6.2	1 : 4.7 : 7.4	1 : 3.4 : 4.5	1 : 3.6 : 5.4	1 : 3.8 : 6.0	1 : 3.4 : 5.5	1 : 4.0 : 6.3	1 : 4.2 : 6.4	1 : 3.6 : 5.6
Доля однодольных растений во флоре, %	19.9	22.6	14.8	12.9	13.7	15.2	16.2	23.5	15.4	18.9
Доля 10 ведущих семейств, %	57.6	57.9	67.7	69.6	65.5	62.0	64.3	63.3	65.4	61.1
Is	0.62	0.47	1	—	0.91	0.61	0.69	0.61	0.91	0.68
Ia	0.28	—	0.46	1	0.44	0.15	0.17	0.14	0.45	0.16

П р и м е ч а н и е. TF — флора города в целом, AbF — аборигенная фракция, SF — синантропная фракция, AdF — адвентивная фракция, Is — индекс синантропизации (доля синантропных видов от общего числа видов флоры), Ia — индекс адвентивизации (доля адвентивных видов от общего числа видов флоры); *1* — плакор, *2* — долинные склоны, *3* — балки, *4* — пойма, *5* — террасы, *6* — окрестности города.

ТАБЛИЦА 2

Спектр жизненных форм флоры г. Брянска и отдельных макроэкотопов, %

Жизненная форма	Территория города				Отдельные макроэкотопы					
	TF	AbF	SF	AdF	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*
Гидрофиты	3.9	5.4	0.9	0.5	—	1.3	1.5	6.6	0.7	4.7
Фанерофиты	8.8	8.5	7.7	9.6	12.7	9.9	9.1	8.3	8.7	9.0
Гемикриптофиты	52.1	60.9	46.2	29.8	49.0	61.5	63.7	57.6	46.6	56.4
Геофиты	7.3	9.4	4.2	1.9	4.2	8.6	4.9	6.6	4.3	5.5
Хамефиты	3.1	4.0	2.9	1.0	1.6	3.2	3.1	2.6	2.2	4.1
Терофиты	24.7	11.7	38.1	57.2	32.4	15.3	17.7	18.2	37.3	20.3

Примечание. Обозначения те же, что и в табл. 1.

города и флорах МЭ ниже (табл. 1), чем в естественных флорах, где они составляют 22—25 %. Тенденция снижения роли однодольных характерна для урбанофлор (Ильминских, 1993; Хмелев, Березуцкий, 1995; Антипина и др., 1996).

Богатство флор МЭ различно (табл. 1): наиболее богаты флоры поймы и долинных склонов, где сохранились значительные участки, близкие к естественной растительности. Высокое видовое разнообразие застроенной части террас связано с тем, что по всей территории проходят железнодорожные пути, на которых обнаружено 64 адвентивных вида, которые не встречаются в других МЭ. Таким образом, флористическое богатство в условиях урбанизированной среды зависит от степени сохранности участков естественной растительности и характера антропогенной нагрузки. Из количественных показателей флоры хорошо отражает степень антропогенного давления среднее число видов в роде, связанное с долей адвентивных видов (Ia).

В зависимости от степени антропогенной нагрузки во флорах МЭ наблюдается повышение доли видов 10 ведущих семейств. Этот показатель свидетельствует об экстремальности условий для произрастания растений (Толмачев, 1974; Шадрин, 2000).

Индекс синантропизации (Is) и индекс адвентивизации (Ia) отражают степень антропогенной трансформации флоры (Шадрин, 2000; Шушпанникова, 2001). Флоры плакора и террас являются наиболее синантропизированными.

Для флоры Брянска характерно преобладание гемикриптофитов и терофитов (табл. 2). Доминирование в спектре гемикриптофитов отражает общеклиматические условия умеренной зоны. Увеличение доли терофитов во флорах урбанизированных территорий по сравнению с естественной флорой связано со следующими причинами: наличием открытых нарушенных местообитаний и, как следствие этого, уменьшением конкуренции со стороны других видов; увеличением числа адвентивных видов, среди которых большинство терофиты.

Фитоценологический анализ показывает (табл. 3), что во флоре города Брянска ведущими являются ценофлоры полуестественной и естественной растительности. Принадлежность вида к синтаксонам на уровне класса отражает зональные черты и степень нарушенности флоры. Так, флора долинных склонов сохраняет зональные черты и близка к типичной для растительного покрова флоре, где ведущие классы растительности — Querco-Fagetea и Molinio-Arrhenatheretea; флора балок, поймы и окрестностей является полуестественной; здесь ведущие классы растительности — Molinio-Arrhenatheretea и Artemisietea vulgaris, своеобразие пойменной флоры отражает развитие фитоценозов класса Phragmiti-Magnocaricetea; флора застроенной части города в пределах ополий и террас носит наиболее антропогенный характер; здесь ведущую роль играют сообщества классов Artemisietea vulgaris, Chenopodietea.

ТАБЛИЦА 3

Распределение видов аборигенной и адвентивной фракций флоры г. Брянска по классам растительности и отдельным макроэкотопам, %

Классы растительности (по системе Браун-Бланке)	Территория города				Отдельные макроэкотопы					
	TF	AbF	SF	AdF	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*
Molinio-Arrhenatheretea	14.7	20.3	11.5	0.5	14.7	19.3	22.2	22.5	12.7	18.9
Querco-Fagetea	12.9	16.9	5.3	2.9	8.8	21.1	10.4	8.1	6.1	9.3
Artemisietea vulgaris	12.1	8.4	17.3	20.7	17.3	14.2	15.5	12.3	16.6	12.9
Chenopodietea	9.3	1.5	15.0	28.9	13.7	6.1	7.0	5.9	16.1	7.1
Festuco-Brometea	3.4	4.4	2.4	0.9	3.6	4.8	6.4	2.8	2.2	2.5
Sedo-Scleranthetea	5.2	6.9	7.3	0.9	4.6	4.5	5.5	5.0	7.3	8.2
Secalietea	2.6	0.4	4.2	8.2	2.9	0.8	0.9	1.4	3.7	1.1
Phragmiti-Magnocaricetea	5.9	8.2	1.1	—	—	2.7	4.6	9.9	1.7	5.8
Trifolio-Geranietea sanguinei	6.4	8.4	5.5	1.4	3.9	8.8	8.5	4.3	4.6	5.8
Agropyretea intermedio-repentis	1.6	1.7	2.7	1.4	2.9	2.4	2.7	2.1	2.7	1.9
Plantaginetea majoris	1.4	0.9	2.2	2.4	2.6	1.9	2.1	2.1	2.2	2.2
Scheuchzerio-Caricetea fuscae	2.2	3.1	0.4	—	0.3	1.1	0.9	2.8	0.7	2.7
Nardo-Callunetea	1.5	2.1	0.9	—	0.3	0.8	0.9	1.7	0.2	2.5
Agrostietea stoloniferae	2.8	3.3	4.4	1.9	5.6	2.9	3.7	4.0	4.9	3.6
Bidentetea tripartitae	1.8	1.5	2.4	2.4	2.3	1.1	2.1	2.4	2.2	2.2
Epilobietea angustifolii	1.2	1.5	1.3	0.5	1.6	1.3	1.2	1.2	1.5	1.6
Остальные Классы	5.7	10.5	3.9	0.5	1.8	4.1	3.0	10.1	4.1	10.3
Класс не определен[1]	7.5	—	12.2	26.4	13.1	2.1	2.1	1.4	11.2	1.4
Всего видов	730	522	452	208	306	374	328	422	410	365

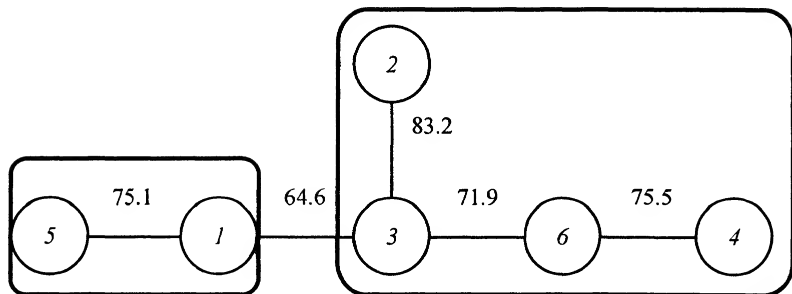
Примечание. Обозначения те же, что и в табл. 1. [1] Виды, синтаксономическая принадлежность которых не установлена, в большинстве своем являются сорными растениями, дичающими интродуцентами, «беглецами из культуры».

В составе флоры г. Брянска аборигенные растения преобладают над адвентивными (табл. 1). Для выражения степени участия заносных видов во флоре используется индекс адвентивизации.

Адвентивная фракция городской флоры существенно отличается по структуре от аборигенной фракции. В спектре жизненных форм со значительным перевесом лидируют терофиты (табл. 2). Различна и фитоценотическая приуроченность аборигенов и адвентов (табл. 3): среди первых значительная доля приурочена к классам растительности Querco-Fagetea и Molinio-Arrhenatheretea, что характерно для данной зоны; среди заносных видов большинство приурочено к сообществам класса Chenopodietea.

Анализ списка адвентивных видов по способу иммиграции и степени натурализации проводился по наиболее распространенной классификации (Kornas, 1978; Чичев, 1985; Туганаев, Пузырев, 1988).

По способу иммиграции в городской флоре лидируют ксенофиты (65.9 %), эргазиофиты составляют 34.1 %. Чаще всего ксенофиты заносятся железнодорожным транспортом: *Hordeum jubatum*, *Leymus racemosus*, *Cyclachaena xantifolia*, *Amaranthus albus*, *Centaurea diffusa*, *Salsola collina* и другие растения, о чем свидетельствует их произрастание на железнодорожном полотне, вблизи ж.-д. станций. Большинство ксенофитов являются теплолюбивыми степными и полупустынными растениями, мигрирующими из более южных районов России и Средиземноморья. Пятая часть



Дендрит сходства видового состава флор макроэкотопов.
1 — плакор, *2* — долинные склоны, *3* — балки, *4* — пойма, *5* — террасы, *6* — окрестности города.

ксенофитов — «американцы», занесенные из Западной Европы. Максимальное число эргазиофитов — декоративные и культурные растения — *Lonicera tatarica*, *Calendula officinalis*, *Solidago canadensis*, *Papaver somniferum*, *Phacelia tanacetifolia*, *Impatiens glandulifera*.

Среди адвентивных видов, различающихся по степени натурализации, лидируют эпекофиты (43.6 %), эфемерофиты составляют 41.5, колонофиты — 7.2 %. Очень немногим адвентивным растениям (16 видов, 7.7 %) удается войти в состав естественных (или близких к естественным) растительных сообществ, став постоянным компонентом местной флоры.

Характерно, что проникновение в естественные экосистемы происходит главным образом в береговых и прибрежных зонах (Березуцкий, 1999). В сообщества пойм внедрились ряд видов: *Bidens frondosa*, потеснив *B. tripartita*; *Echinocystis lobata* натурализовался в пойменных ивняках; активно расселяется *Juncus tenuis*; *Acer negundo* участвует в формировании пойменных лесов и нередко образует чистые насаждения. В лесных сообществах, по сырым местам, у ручьев встречается *Impatiens parviflora*. *I. glandulifera* образует довольно мощные заросли по днищам оврагов. *Conyza canadensis*, *Phalacroloma septentrionale* и *Oenothera rubricaulis* внедрились в сообщества пойменных и суходольных лугов.

Анализ списка видов, встречающихся в МЭ, позволил установить виды, отражающие особенности каждого из макроэкотопов.

Для флоры МЭ долинных склонов характерен блок видов широколиственных лесов: *Actaea spicata*, *Anemonoides ranunculoides*, *Corydalis cava*, *Galium odoratum*, *Cephalanthera longifolia*, *Laserpitium latifolium*, *Lathraea squamaria*, *Lathyrus niger*, *Mercurialis perennis*, *Sanicula europaea*.

На склонах балок изредка встречаются лугово-степные виды: *Stachys recta*, *Phleum phleoides*, *Aster amellus*, *Inula hirta*, *Anemone sylvestris*, *Gentiana cruciata*, *Galium tinctorium*, *Prunella grandiflora*.

Особенности флоры окрестностей города в пределах террас отражает блок видов, характерных для сосновых лесов: *Antennaria dioica*, *Pyrola rotundifolia*, *Orthilia secunda*, *Vaccinium myrtillus*, *Carex ericetorum*, *Pulsatilla patens*.

МЭ поймы представлен прибрежно-водными и луговыми видами: *Epipactis helleborine*, *Iris sibirica*, *Scirpus radicans*, *Cuscuta lupuliformis*, *Senecio fluviatilis*, *Aristolochia clematitis*, *Calla palustris*.

Адвентивные виды, встречающиеся в МЭ застроенной части террас и ополий, отражают антропогенный характер их флоры: *Acroptilon repens*, *Agropyron pectinatum*, *Amaranthus albus*, *Corispermum hyssopifolium*, *Chenopodium urbicum*, *Euphorbia helioscopia*, *Echinops sphaerocephalus*, *Galeopsis pubescens*.

Для флор МЭ были рассчитаны коэффициенты сходства Съеренсена и способом «максимального корреляционного пути» (Выханду, 1964) построен дендрит (см. рисунок), показывающий, что флоры МЭ по сходству видового состава объединяются в 2 группы. 1-я группа включает в себя флоры застроенной части ополий и террас,

наиболее трансформированные человеком. 2-я — флоры балок и долинных склонов, окрестностей города и поймы. Сходство сравниваемых флор достаточно велико, это связано с тем, что общими для флор всех МЭ являются 164 вида синантропных растений. Это обычные повсеместные виды, широко представленные в городских экотопах: *Artemisia vulgaris*, *Atriplex patula*, *Achillea millefolium*, *Berteroa incana*, *Bromopsis inermis*, *Dactylis glomerata*, *Erysimum diffusum*, *Plantago major*, *Poa annua*, *Polygonum aviculare*, *Setaria viridis*, *Tanacetum vulgare*, *Trifolium repens* и др.

Заключение

Как показывает анализ флоры застроенных ополий и террас, на изначально разной основе (широколиственные леса и сосняки-зеленомошники) формируется сходная флора. Таким образом, процесс урбанизации приводит к унификации флоры, во всяком случае ее автохтонного элемента, при этом происходит увеличение участия во флоре аллохтонного элемента. Обогащение флоры синантропными видами приводит к стиранию зональных отличий.

Но тем не менее, пока на территории города сохраняются участки естественной (или близкой к ним) растительности, можно говорить о сохранении городской флорой определенных зональных черт.

Благодарности

Автор искренне благодарен А. Д. Булохову и Э. М. Величкину за методические рекомендации и помощь при определении некоторых видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев Ю. Е., Макаров В. В. К адвентивной флоре Брянской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 5. С. 88—92.

Алексеев Ю. Е., Макаров В. В., Проскурякова Г. М., Скворцов А. К. Новые флористические находки в Брянской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 5. С. 105—113.

Антипина Г. С., Тойвонен И. М., Марковская Е. Ф., Максимова Е. В., Еремеева В. В. Флора сосудистых растений города Петрозаводска // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 10. С. 63—67.

Березуцкий М. А. Антропогенная трансформация флоры // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 6. С. 8—19.

Босек П. З. Растения Брянской области. Брянск, 1975. 464 с.

Булохов А. Д. Новые и редкие растения северо-востока Брянской области // Биол. науки. 1974. № 2. С. 73—75.

Булохов А. Д. Синтаксономия как основа ботанико-географического анализа флоры и охраны растительности (на примере Южного Нечерноземья): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1992. 32 с.

Булохов А. Д. Травяная растительность Юго-Западного Нечерноземья России. Брянск, 2001. 296 с.

Булохов А. Д., Величкин Э. М. Определитель растений Юго-Западного Нечерноземья России. Брянск, 1998. 380 с.

Булохов А. Д., Величкин Э. М., Харитонцев Б. С. Новые материалы к флоре Брянской области // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 5. С. 750—753.

Бурда Р. И. Антропогенная трансформация флоры. Киев, 1991. 168 с.

Вахненко Д. В. Антропогенная трансформация флоры Северо-Восточного Приазовья в пределах Ростовской городской агломерации: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ростов-на-Дону, 2000. 18 с.

Выханду Л. К. Об исследовании многопризнаковых биологических систем // Применение математических методов в биологии. Л., 1964. Вып. 3. С. 19—22.

Ильминских Н. Г. Флорогенез в условиях урбанизированной среды: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1993. 36 с.

Кисляковская А. П., Харин А. В., Петухова Л. Н. Эколого-флористическая классификация классов синантропной растительности Брянской области // Экология и охрана биологического разнообразия. Брянск, 2000. С. 46—48.

Клауснитцер Б. Экология городской фауны. М., 1990. 246 с.

Радченко Л. А. Синтаксономия как основа стратегии охраны растительного покрова ландшафтов лессовых равнин (в пределах Брянской области): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Брянск, 1999. 24 с.

Скворцов А. К., Булохов А. Д., Величкин Э. М. и др. Материалы к флоре Брянской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 3. С. 104—109.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 243 с.

Туганаев В. В., Пузырев А. Н. Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. Свердловск, 1988. 124 с.

Харитонцев Б. С. Флора левобережья р. Десны в пределах Брянской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1986. 23 с.
Хмелев К. Ф., Березуцкий М. А. Антропогенная трансформация флоры окрестностей города Саратова за последние 100 лет // Экология. 1995. № 5. С. 363—367.
Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.
Чичев А. В. Адвентивная флора железных дорог Московской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 24 с.
Шадрин В. А. Флористические параметры в оценке синантропизации флоры // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. Матер. V рабоч. совещ. по сравнительной флористике, Ижевск, 1998. СПб., 2000. С. 288—300.
Шушпанникова Г. С. Синантропная флора таежных и тундровых территорий северо-востока Европейской России // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 8. С. 28—37.
Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л., 1968. 233 с.
Юрцев Б. А. Некоторые перспективы развития сравнительной флористики на рубеже XXI века // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. Матер. V рабоч. совещ. по сравнительной флористике, Ижевск, 1998. СПб., 2000. С. 12—19.
Ellenberg H., Weber H., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulißen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scripta Geobotanica. 1994. Vol. 18. 258 S.
Kornas J. Remarks on the analysis of a synanthropic flora // Acta Bot. Slovaca. Ser. A. 1978. 3. P. 385—393.
Moraczewski I. R., Sudnik-Wojcikowska B. An analysis of flora synanthropization in seven Polish cities with the use dendrites // Flora. 1994. N 189. P. 255—261.
Oberdorfer E. Pflanzensoziologische Exkursionsflora. Stuttgart, 1994. 1050 S.
Rothmaler W. Exkursionsflora. Kritischer Ergänzungsband. Berlin, 1976. 811 S.
Wittig R. Ökologie der Stadt // Ökologische Grundlagen, Methoden, Umsetzung. Stuttgart, 1995. S. 230—260.

SUMMARY

The flora of Bryansk comprises 730 species of vascular plants. Within the town 6 macroecotopes are distinguished. The taxonomic structure, spectrum of life forms, phytocoenotic characteristic of species and the structure of the adventitious fraction of the urban flora are analysed. The composition of the flora depends on a degree of safety of natural vegetation, level and shape of anthropogenic action. The human activity has led to synanthropisation, unification and arydisation of the urban flora. Fragments of natural vegetation impart some zonal features to the urban flora.

УДК 581.9 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 7

© **М. А. Березуцкий**

ОБ АНТРОПОХОРНОМ ЭЛЕМЕНТЕ АБОРИГЕННОЙ ФРАКЦИИ ФЛОРЫ ЮЖНОЙ ЧАСТИ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

M. A. BEREZUTSKY. ON ANTHROPOCHOROUS ELEMENT OF ABORIGINAL FRACTION OF THE FLORA OF THE SOUTHERN PART OF PRIVOLZHSKAYA HILLS

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
410012 Саратов, ул. Астраханская, 83
Факс (8452) 241696
E-mail: nevskiysa@info.sgu.ru
Поступила 15.05.2002

В аборигенной фракции флоры южной части Приволжской возвышенности (в границах Саратовской обл.) на основании литературных данных выявлено 698 видов, которые указываются в качестве адвентивных за пределами своих естественных ареалов. Проанализировано распределение этих видов по элементам таксономической и типологической структур исследуемой флоры. Проведено сравнение полученных данных с данными по миграциям аборигенных видов на антропогенные местообитания изучаемой территории. Обнаружено сходство элементов исследуемой флоры между обоими типами миграций. Предложено использовать метод выявления антропохорного компонента аборигенной фракции флоры для составления прогноза толерантности (адаптационной активности), тех или иных элементов флоры к антропогенным местообитаниям на территориях, где подобные исследования не проводились.
Ключевые слова: флора, аборигенная фракция, антропохория, антропогенные местообитания, антропогенные миграции.

В последние десятилетия изменение флоры под влиянием деятельности человека идет все более быстрыми темпами. В этих условиях особую актуальность приобретают выявление общих тенденций антропогенной трансформации флоры, детальное изучение толерантности отдельных видов и элементов флоры к антропогенному воздействию, сравнение процессов естественного и антропогенного флорогенеза.

В настоящее время исследование процессов антропогенной трансформации флоры определенной территории идет в 3 основных направлениях: 1) изучение антропогенных изменений флоры естественных местообитаний и реакции аборигенных видов на эти изменения (Dierssen, 1983; Парфенов, Ким, Рыковский, 1985; Keller, Hartmann, 1986; Хмелев, Березуцкий, 1995, и др.); 2) в связи с резким расширением площади антропогенных территорий детально исследуется их флора и выявляется способность аборигенных видов к миграциям с естественных местообитаний на антропогенные (Шлякова, 1976; Sudnik-Wojcikowska, 1987; Бурда, 1991; Landolt, 1992; Ишбирдина, Ишбирдин, 1993; Ильминских, 1993; Еленевский и др., 1993; Антипина и др., 1996; Березуцкий, 1998а, и др.); 3) выявление и анализ структуры и динамики адвентивной фракции флоры (Srivastava, 1956; Шульц, 1976; Pickard, 1984; Weeda, 1987; Бочкин, 1990; Игнатов, Макаров, Чичев, 1990, и др.). Часто в одном исследовании совмещается несколько из этих направлений (Куваев, Шелгунова, Константинов, 1992; Куваев, Куваев, Шелгунова, 1999, и др.).

На наш взгляд, имеет право на существование и 4-е направление. Оно заключается в выявлении аборигенных видов флоры, для которых характерны антропогенные географические миграции, антропогенное расширение ареала, занос в результате деятельности человека за пределы их естественного распространения, т. е. это направление заключается в выявлении и детальном анализе антропохорного элемента аборигенной фракции флоры. Подобные исследования позволяют обнаружить еще одну грань реакции отдельных видов и изучаемой флоры в целом на антропогенное воздействие; выявить долю видов, склонных к антропохории, в разных флорах, среди различных элементов аборигенной фракции одной и той же флоры; сравнить полученные результаты с данными по миграциям аборигенных видов на антропогенные местообитания исследуемой территории и с естественными историческими миграциями видов растений.

Материал и методика

Работа по выявлению антропохорного элемента аборигенной фракции флоры не требует длительных полевых исследований, дорогостоящих экспедиций. Она заключается в тщательном и максимально полном изучении литературы по адвентивным фракциям флор других территорий. С развитием информационных технологий и вовлечением в систему Internet все большего количества публикаций и материалов флористического характера идентификация антропохорного элемента аборигенной фракции флоры будет требовать от исследователя все меньших временных и материальных затрат.

Естественно, следует иметь в виду, что в большинстве случаев источником заноса диаспор антропохорных видов за пределы их естественного ареала будет не исследуемая нами флора. Во многих случаях, вероятно, заносятся другие экотипы и даже другие подвиды, чем те, которые представлены в изучаемой флоре. Однако с такими же особенностями исследователь сталкивается и при изучении миграций аборигенных видов на антропогенные местообитания, так как источником заноса диаспор на данный тип местообитаний (особенно на ж.-д. насыпи и урбанизированные территории) не обязательно являются естественные ценозы в пределах данной флоры. Еще одной особенностью подобных исследований является сильная зависимость результатов от правильности определения видов другими авторами и правомерности отнесения ими того или иного вида к адвентивной фракции флоры. Однако возможные единичные ошибки, полученные в результате этого, очевидно, будут нивелироваться при установлении общих тенденций. Вероятно, определенную путаницу и

сложность для понимания будет вызывать использование термина «антропохорный», обычно применяемого к адвентивным видам той или иной территории, при анализе аборигенной фракции флоры. Поэтому, возможно, для аборигенных видов той или иной территории, склонных к антропогенному заносу за пределы естественного ареала, лучше использовать термин «антропохорофильный».

Из всех публикаций по антропогенной трансформации флоры наиболее близка к исследованиям в данном направлении работа E. Jäger «Möglichkeiten der Prognose synanthroper Pflanzenausbreitungen» (1988), в которой обосновывается необходимость определить состав аборигенных видов сем. *Asteraceae* Северной Америки, обладающих потенциальной возможностью к антропохории и способных со временем появиться на территории Европы в качестве адвентиков. Однако, судя по литературным данным, до настоящего времени ни одна из флор не была проанализирована на наличие в аборигенной фракции антропохорного элемента и не было установлено его распределение по составляющим таксономической и типологической структур.

Нами предпринята попытка изучения антропохорного элемента аборигенной фракции флоры южной части Приволжской возвышенности (в границах Саратовской обл.), для которой ранее были проведены исследования по антропогенной динамике локальных флор за последние 100 лет и изучена флора всех основных типов антропогенных местообитаний (Березуцкий, 2000). Для этого были тщательно проанализированы все доступные отечественные и зарубежные литературные источники по адвентивным фракциям флор, а также «Флоры...» и «Определители растений...», в которых приводятся данные по адвентивным видам или данные об антропогенном расширении ареала вида. При этом учитывалось лишь присутствие аборигенного вида флоры южной части Приволжской возвышенности в качестве адвентивного на какой-либо территории и не принимались во внимание способы и массовость заноса, степень натурализации в естественные ценозы. Анализ антропохорного элемента с учетом этих и других показателей станет предметом дальнейшего исследования. Учитывая возможную неполноту перечня проработанных литературных источников и возможное расширение в будущем списка антропохорных видов в результате усиления антропогенного воздействия на флору, полученные нами данные носят лишь предварительный, оценочный характер. Эти результаты сравнивались с данными по миграциям аборигенных видов флоры южной части Приволжской возвышенности на антропогенные местообитания исследуемой территории.

Результаты и обсуждение

Проведенные исследования показали, что из 1219 аборигенных видов флоры южной части Приволжской возвышенности (в границах Саратовской обл.) на других территориях в качестве адвентиков встречается не менее 698 или 57.26 %. Этот показатель очень близок к проценту аборигенных видов, произрастающих на антропогенных местообитаниях исследуемой территории, — 60.87 %. Из двух классов цветковых растений к антропохории в изучаемой флоре более склонны виды *Magnoliopsida* (59.36 %), чем *Liliopsida* (50.18 %). Это также хорошо соотносится с данными по антропогенным ценотическим миграциям видов исследуемой территории (65.42 % и 51.97 % соответственно).

Переходя к анализу доли аборигенных видов, проявляющих тенденцию к антропогенным географическим миграциям, среди крупнейших семейств *Magnoliophyta* исследуемой флоры (табл. 1), можно констатировать, что более высокий процент, чем у видов флоры в целом (57.26 %), характерен в основном для таксонов, широко представленных на аридных территориях — *Polygonaceae*, *Chenopodiaceae* (по 75.00 %), *Boraginaceae* (67.86), *Fabaceae* (65.33), *Lamiaceae* (63.26), а также семейства *Brassicaceae* (75.00 %), роль которого возрастает в районах с экстремальными условиями обитания. Однако самый большой процент антропохорных видов (76.41 %) отмечен у наиболее космополитического семейства цветковых растений — *Poaceae*, которое богато видами как в тропической, так и в умеренной зоне. Таким

ТАБЛИЦА 1

Доля антропохорных видов и видов, произрастающих на антропогенных местообитаниях, в крупнейших семействах *Magnoliophyta* аборигенной фракции исследуемой флоры

Семейства	Число видов			
	Аборигенных	Антропохорных		На антропогенных местообитаниях исследуемой территории, %
		абс. число	доля, %	
Asteraceae	165	92	55.76	66.46
Poaceae	106	81	76.41	71.82
Fabaceae	75	49	65.33	66.67
Caryophyllaceae	57	32	56.14	70.69
Brassicaceae	56	42	75.00	60.71
Cyperaceae	54	18	33.33	37.50
Rosaceae	52	41	78.55	64.81
Lamiaceae	49	31	63.26	75.55
Scrophulariaceae	49	33	67.35	68.18
Apiaceae	47	27	57.45	68.08
Chenopodiaceae	36	27	75.00	72.22
Ranunculaceae	33	15	45.45	65.62
Boraginaceae	28	19	67.86	60.71
Polygonaceae	28	23	75.00	78.57
Liliaceae	24	8	33.33	41.67
Orchidaceae	22	3	13.64	13.04

образом, в этом случае наблюдается совпадение данных по антропогенным и естественным географическим миграциям. Напротив, малый процент видов, склонных к антропохории, содержат таксоны, типичные для районов с влажным и холодным климатом — *Cyperaceae* (33.33 %), *Ranunculaceae* (45.45), а также семейства *Orchidaceae* (13.64) и *Liliaceae* (33.33 %). Доля антропохоров в семействах *Apiaceae* (57.45 %), *Caryophyllaceae* (56.14) и *Asteraceae* (55.76 %) такая же, как во флоре в целом. Данные по 2 последним таксонам являются относительно неожиданными, так как считается, что роль сем. *Caryophyllaceae* в адвентивных фракциях флор заметно ниже по сравнению с аборигенными фракциями (Бочкин, 1989; Игнатов, Чичев, 1989, и др.). Сем. *Asteraceae*, напротив, считается основным «поставщиком» адвентивных видов во флоры умеренной зоны. Это, возможно, связано не с большей долей видов, склонных к антропохории, в составе семейства, а с бóльшим объемом самого таксона. Выявленные тенденции в целом сходны с тенденцией толерантности (адаптационной активности) семейств флоры южной части Приволжской возвышенности по отношению к антропогенным местообитаниям, но отличаются большей склонностью к переходу на антропогенные местообитания видов семейств *Ranunculaceae*, *Caryophyllaceae*, *Lamiaceae*, а к антропогенным географическим миграциям — видов семейств *Brassicaceae*, *Rosaceae*, *Boraginaceae*.

Данные по крупнейшим родам аборигенной фракции исследуемой флоры (табл. 2) свидетельствуют, что наибольший процент видов, для которых характерна антропохория, отмечен у родов *Rumex* (100.00 %), *Veronica* (87.50), *Galium* (84.61), *Potentilla* (83.33), *Campanula* (72.73 %), а наименьший — у родов *Potamogeton* (7.69 %), *Astragalus* (26.09), *Allium* (26.67), *Dianthus* (33.33), *Carex* (34.21), *Euphorbia* (38.46), *Silene* (46.15 %). Сравнение этих показателей с данными по флоре антропогенных местообитаний (табл. 2) дает следующие результаты: роды, содержащие наибольший

ТАБЛИЦА 2

Доля антропохорных видов и видов, произрастающих на антропогенных местообитаниях, в крупнейших родах *Magnoliophyta* аборигенной фракции исследуемой флоры

Роды	Число видов			
	Аборигенных	Антропохорных		На антропогенных местообитаниях исследуемой территории, %
		абс. число	доля, %	
Carex	38	13	34.21	44.74
Astragalus	23	6	26.09	60.87
Potentilla	18	15	83.33	55.55
Centaurea	17	10	58.82	76.47
Artemisia	16	11	68.75	50.00
Veronica	16	14	87.50	75.00
Allium	15	4	26.27	46.67
Silene	13	6	46.15	76.92
Galium	13	11	84.61	92.31
Rumex	13	13	100.00	84.61
Euphorbia	13	5	38.46	46.15
Potamogeton	13	1	7.69	61.54
Dianthus	12	4	33.33	75.00
Salix	11	6	54.54	63.64
Campanula	11	8	72.73	63.64
Ranunculus	11	6	54.54	63.64

процент антропохорных видов, лучше других представлены и на антропогенных местообитаниях, но среди родов, содержащих мало антропохорных видов, многие показывают хорошую адаптационную активность по отношению к местообитаниям, созданным человеком, — *Silene* (76.92 %), *Dianthus* (75.00), *Potamogeton* (61.54), *Astragalus* (60.87 %). Однако следует заметить, что многие виды родов *Astragalus*, *Dianthus*, *Silene* представлены на антропогенных местообитаниях южной части Приволжской возвышенности единичными популяциями с очень небольшим количеством особей и, возможно, сохранились там на нарушенных фрагментах естественных местообитаний. А многие виды рода *Potamogeton*, как и многие другие водные виды, и без влияния антропогенного фактора имеют очень широкие ареалы и являются почти космополитами. Тем не менее, как видно из табл. 1, 2, различия между антропогенными географическими миграциями и миграциями на антропогенные местообитания изучаемой территории у родов являются более существенными, чем у семейств. Если из 16 семейств у 7 мы наблюдаем почти полное сходство показателей, а у остальных различия составляют не более чем на 20 пунктов, то из 16 родов полного сходства нет ни у одного, а различия достигают более 50 пунктов.

Подводя итог анализу таксономической структуры, можно констатировать, что чем выше ранг таксона, тем наблюдается большее сходство между антропогенными географическими миграциями и миграциями на антропогенные местообитания южной части Приволжской возвышенности. Аналогичная зависимость выявлена нами и при изучении антропогенной трансформации локальных флор исследуемой территории за последние 100 лет (Березуцкий, 1998): с повышением ранга таксона повышается сходство между отдельными локальными флорами в процессах антропогенной динамики.

Говоря о различных эко-ценотических группах исследуемой флоры (табл. 3), можно отметить, что наибольший процент видов, проявляющих тенденцию к антро-

ТАБЛИЦА 3

Доля антропохорных видов и видов, произрастающих на антропогенных местообитаниях, в основных экоценотических группах аборигенной фракции исследуемой флоры

Эко-ценотические группы видов	Число видов			
	Аборигенных	Антропохорных		На антропогенных местообитаниях исследуемой территории, %
		абс. число	доля, %	
Виды:				
Лесные	185	86	46.49	50.27
Опушечные	189	129	68.25	76.21
Луговые	128	84	65.62	57.03
Степные	206	112	54.37	71.36
Прибрежно-водные	176	106	60.23	56.82
Болотные	9	0	0.00	0.00
Водные	42	17	40.48	42.85
Меловых и известняковых обнажений	63	13	20.63	28.57
Каменистых бескарбонатных обнажений	16	8	50.00	46.15
Песчаных обнажений	72	40	57.14	58.33
Засоленных местообитаний	63	35	55.55	53.97
Сорные	70	68	97.14	99.50

погенным географическим миграциям, помимо сорной (97.14 %), характерен для опушечной (68.25) и луговой (65.62 %) групп. У опушечных видов это, очевидно, связано с тем, что они, изначально произрастая в экотоне, обладают более широким диапазоном экологической толерантности, большей экологической валентностью и меньшей ценотической зависимостью, чем виды других естественных группировок. Это и дает им наибольшие (после сорных видов) возможности для антропогенных географических и ценотических миграций. То же можно сказать и о луговых видах, многие из которых в обозримом прошлом при массовом сведении лесов в Европе вошли в состав лугов из иных растительных сообществ. Напротив, наименьший процент антропохоров отмечен у болотных видов (0.00%), видов меловых и известняковых обнажений (20.63), водных (40.48) и лесных (46.49 %) видов. У водных растений это объясняется изначально широкими ареалами видов этой группы, которые возникли в результате естественного распространения диаспор потоками воды и птицами. У остальных экоценотических групп это связано с большой зависимостью видов от того или иного компонента биогеоценоза — древесных эдификаторов (лесные травянистые виды) и особенно специфических и редко встречающихся субстратов (болотные, кальцефильные виды). Обращает на себя внимание также очень высокая степень корреляции между обоими типами миграций. Принципиальные и хорошо объяснимые различия наблюдаются лишь у степных видов, для которых намного более характерны миграции на антропогенные местообитания южной части Приволжской возвышенности, бóльшая часть которой располагается именно в степной зоне, чем занос за пределы естественного ареала.

Анализ распределения видов исследуемой флоры по жизненным формам (по системе Раункиера) показывает (табл. 4), что наибольший процент видов, для которых характерна антропохория, отмечается у терофитов (79.56 %). Очевидно, это объясняется тем, что большая часть терофитов по своей стратегии является экспле-

ТАБЛИЦА 4

Доля антропохорных видов и видов, произрастающих на антропогенных местообитаниях, среди различных жизненных форм (по системе Раункиера) аборигенной фракции исследуемой флоры

Жизненные формы	Число видов			
	Аборигенных	Антропохорных		На антропогенных местообитаниях исследуемой территории, %
		абс. число	доля, %	
Фанерофиты	71	40	56.34	83.10
Хамефиты	47	14	29.79	46.81
Гемикриптофиты	620	358	57.74	60.81
Криптофиты	300	142	47.33	57.33
Терофиты	181	144	79.56	79.93

рентами. Наименьший процент антропохорных видов характерен для хамефитов (29.79 %), значительная часть которых является патиентами. Распределение видов по жизненным формам, исходя из упрощенной системы Казакевича—Серебрякова (табл. 5), позволяет выявить еще несколько особенностей. Так, среди древесных жизненных форм деревья обладают большей склонностью к антропогенным географическим миграциям (64.28 %), чем кустарники (51.16 %). У кустарников этот показатель даже ниже, чем у видов флоры в целом (57.26 %). В то же время на антропогенных местообитаниях исследуемой территории виды этой биоморфы представлены хорошо (79.07 %). Не исключено, что многие виды кустарников флоры южной части Приволжской возвышенности отсутствуют или редко встречаются в культуре за пределами своего естественного ареала. Дичание из культуры является главным механизмом антропохории у древесных видов. Также обращает на себя внимание, что наибольший процент антропохоров характерен для видов, тяготеющих к двулетнему жизненному циклу — одно-двулетников (83.33 %) и двулетников (81.94 %). Выявленные тенденции в целом совпадают с данными по флоре антропогенных местообитаний (табл. 4, 5). Однако виды древесных и полудревесных жизненных форм значительно более склонны к миграциям на антропогенные местообитания в пределах исследуемой территории, чем к антропогенным географическим миграциям. У видов травянистых биоморф подобной тенденции не наблюдается. По-видимому, это объясняется большей зависимостью фанерофитов и хамефитов, у которых почки возобновления находятся над поверхностью земли, от определенных климатических условий.

Анализ биологических и экологических особенностей видов растений изучаемой территории позволяет сделать общий вывод о том, что виды, синэкологически свободные, более склонны к антропогенным географическим миграциям, чем виды, синэкологически связанные. Так, среди анемофильных видов этот показатель составляет 62.03, а среди энтомофильных — 56.19 %. Как отмечалось выше, низкий процент антропохорных видов характерен для орхидных, симбиотически тесно связанных с видами грибов. Антропохория практически отсутствует у многолетних аборигенных корневых паразитов и полупаразитов из родов *Orobanche*, *Phelipanche*, *Pedicularis*, которые более тесно связаны с растением-хозяином. В то же время она нередко встречается у однолетних аборигенных паразитов и полупаразитов из родов *Cuscuta*, *Euphrasia*, *Rhinanthus*, *Melampyrum*.

Особый интерес представляют случаи антропогенного расширения ареала у видов, которые на территории южной части Приволжской возвышенности являются редкими или охраняемыми. Из 180 аборигенных видов сосудистых растений, занесенных в «Красную книгу Саратовской области» (1996), на других территориях в качестве адвентиков отмечено 47 (26.11 %). Судя по литературным данным, для большей части

ТАБЛИЦА 5

Доля антропохорных видов и видов, произрастающих на антропогенных местообитаниях, среди различных жизненных форм (по упрощенной системе Казакевича—Серебрякова) аборигенной фракции исследуемой флоры

Жизненные формы	Число видов			
	Аборигенных	Антропохорных		На антропогенных местообитаниях исследуемой территории, %
		абс. число	доля, %	
Деревья	28	18	64.28	89.28
Кустарники	43	22	51.16	79.07
Кустарнички	2	0	0	0
Полукустарнички и полукустарники	43	12	27.91	46.51
Многолетние травы	850	443	52.12	58.47
Двулетние травы	72	59	81.94	76.39
Одно-двулетние травы	30	25	83.33	90.00
Однолетние травы	151	119	78.81	61.59

из них характерны лишь единичные случаи заноса за пределы естественного ареала. Однако у некоторых охраняемых видов растений изучаемой территории антропохория не является редким исключением. Так, *Beckmannia eruciformis* (L.) Host занесена в район г. Сыктывкара, на Соловецкие о-ва, на юг европейской части российской Арктики и во многие другие страны (Цвелёв, 1976). *Campanula latifolia* L. одичал на Дальнем Востоке (Ворошилов, 1982), в канадской провинции Квебек (Cayonette, Bernard, Roy, 1983), в Бельгии (Duvigneand, Lawalrée, 1978). *Campanula rapunculoides* L. известен в качестве адвентивного вида в Красноярском крае (Степанов, 1992), на Дальнем Востоке (Ворошилов, 1982), в Северной Америке (Федоров, 1978). *Caulinia minor* (All.) Coss. et Germ. занесена в Кемеровскую обл. (Волобаев, 1989), в США — штаты Нью-Гемпшир (Padgett, Crow, 1993) и Огайо (Wentz, Stuckey, 1971). *Glycyrrhiza glabra* L. за пределами естественного ареала встречается в окрестностях г. Барнаула (Игнатов, Игнатова, 1982), в Московской (Октябрева, Чичев, 1977), Ивановской и Калужской (Губанов и др., 1995) областях, в придунайских районах Болгарии (Тодоров, 1979). *Leucanthemum vulgare* Lam. является адвентиком в окрестностях г. Воркуты (Кулиев, Морозов, 1991), во флоре Нижнего Амура (Шага, 1974), в заповеднике «Малая Сосьва» (Васина, 1989), а также в других странах (Цвелёв, 1994). *Veronica officinalis* L. входит в состав адвентивной фракции флоры в окрестностях г. Воркуты (Кулиев, Морозов, 1991), Дальнего Востока (Ворошилов, 1982), Новой Зеландии (Sykes, 1981). Антропохория отмечается также у многих редких аборигенных видов флоры южной части Приволжской возвышенности, не включенных в «Красную книгу Саратовской области» (1996), — *Clematis recta* L. (Серов, 2001), *Crypsis aculeata* (L.) Ait. (Цвелёв, 1976), *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. (Цвелёв, 1976; Васина, 1989), *Molinia caerulea* (L.) Moench (Цвелёв, 1976), *Oxytropis floribunda* (Pall.) DC. (Игнатов, Игнатова, 1982), *Saussurea amara* (L.) DC. (Нечаева, 1978; Лавренко, Кустышева, 1990; Третьяков, 1998), *Scirpoides holoschoenus* (L.) Sojak (Егорова, 1976; Demarest, Goetghebeur, 1984), *Berula erecta* (Huds.) Cov. (Тихомиров, Яницкая, Пронькина, 1997) и других. Примечательно, что такие виды, как *Berula erecta*, *Clematis recta*, *Saussurea amara*, в последние десятилетия вообще не указывались для исследуемой территории и, возможно, являются исчезнувшими. Подобные факты, очевидно, можно рассматривать как проявление антропогенного смещения ареала некоторых видов.

Подводя итог проведенному выше анализу, можно отметить, что в целом в аборигенной фракции флоры южной части Приволжской возвышенности наблюдается большое сходство между относительной долей видов, склонных к антропогенному расширению ареала, и относительной долей видов, для которых характерны миграции на антропогенные местообитания в пределах изучаемой территории. Возможно, это позволит использовать метод выявления антропохорного компонента аборигенной фракции флоры для составления прогноза толерантности (адаптационной активности) тех или иных элементов аборигенной фракции флоры по отношению к антропогенным местообитаниям в целом на территориях, где подобные исследования не проводились, либо там, где воздействие антропогенных факторов еще незначительно и антропогенные местообитания практически отсутствуют, но, вероятно, появятся в будущем. Однако речь в данном случае может идти лишь об элементах флоры, а не об отдельных видах, и только о выявлении общих тенденций. В настоящее время остается также неясным, во флорах каких территорий будет наблюдаться сходство по обоим типам миграций аборигенных видов, имеет ли это явление частный или более общий характер. Для того чтобы ответить на этот вопрос, необходимо в будущем провести исследования по выявлению антропохорного элемента в аборигенных фракциях флор различных природных зон и флористических областей, во флорах с различными типами естественного флорогенеза (с преобладанием автохтонных и аллохтонных видов, островных флорах и континентальных и т. д.). Подобные исследования имеют и самостоятельную ценность, так как позволяют глубже понять общие тенденции и механизмы антропогенного флорогенеза и сравнить их с особенностями формирования флор под влиянием естественных факторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антипина Г. С., Тойвонен И. М., Марковская Е. Ф. Флора сосудистых растений города Петрозаводска // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 10. С. 63—68.

Березуцкий М. А. Толерантность сосудистых растений к антропогенным местообитаниям (на примере флоры окрестностей г. Саратова) // Бот. журн. 1998а. Т. 83. № 9. С. 77—83.

Березуцкий М. А. О некоторых аспектах антропотолерантности таксонов *Magnoliophyta* флоры южной части Приволжской возвышенности // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков. Тез. докл., представленных II (X) съезду РБО. СПб., 1998б. Т. 2. С. 219—220.

Березуцкий М. А. Антропогенная трансформация флоры южной части Приволжской возвышенности: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Воронеж, 2000. 39 с.

Бочкин В. Д. Адвентивные растения Московского участка Курской железной дороги // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. Матер. совещ. М., 1989. С. 36—38.

Бочкин В. Д. К флоре железных дорог Москвы // Промышленная ботаника: Состояние и перспективы развития. Тез. докл. респ. научн. конф., посвящ. 25-летию Донецк. бот. сада АН УССР. Киев, 1990. С. 56—57.

Бурда Р. И. Антропогенная трансформация флоры. Киев, 1991. 168 с.

Васина А. Л. Адвентивные виды заповедника «Малая Сосьва» // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. Матер. совещ. М., 1989. С. 85—86.

Волобаев П. А. Caulinia minor — новый вид для флоры макрофитов Кемеровской области // Природа и экономика Кузбасса. Новокузнецк, 1989. С. 136—138.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С. и др. Определитель сосудистых растений центра европейской России. М., 1995. 560 с.

Егорова Т. В. Сем. *Cyperaceae* Juss. — Осоковые // Флора европейской части СССР. Л., 1976. Т. 2. С. 83—219.

Еленевский А. Г., Егоров В. Н., Курченко Е. И. и др. К флоре золоотвалов Новомосковской ГРЭС Тульской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 6. С. 123—127.

Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Новости адвентивной флоры Барнаула и его окрестностей // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 10. С. 1421—1424.

Игнатов М. С., Макаров В. В., Чичев А. В. Конспект флоры адвентивных растений Московской области // Флористические исследования в Московской области. М., 1990. С. 5—105.

Игнатов М. С., Чичев А. В. Краткий анализ адвентивной флоры Московской области // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. Матер. совещ. М., 1989. С. 30—31.

Ильминских Н. Г. Флорогенез в условиях урбанизированной среды: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1993. 36 с.

Ишбирдина Л. И., Ишбирдин А. Р. Динамика флоры города Уфы за последние 60—70 лет // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 3. С. 1—10.

Красная книга Саратовской области. Саратов, 1996. 264 с.
Куваев В. Б., Куваев А. В., Шелгунова М. Л. Динамика флоры окрестностей Знаменского (Москва—Подмосковье) за десятилетие 1987—1996 гг. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1999. Т. 104. Вып. 4. С. 58—64.
Куваев В. Б., Шелгунова М. Л., Константинов Л. К. Флора окрестностей Знаменского: опыт долговременного мониторинга и сохранения урбанизированной флоры Подмосковья. М., 1992. 358 с.
Кулиев А. Н., Морозов В. В. Новые заносные виды сосудистых растений в окрестностях г. Воркуты // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 461—466.
Лавренко А. М., Кустышева А. А. Новые и редкие для Коми АССР виды адвентивных растений // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 267—270.
Нечаева Т. И. Дополнение к адвентивной флоре Владивостока // Бюл. ГБС. 1978. Вып. 110. С. 39—41.
Октябрева Н. Б., Чичев А. В. Об адвентивной флоре восточных районов Московской области // Охрана природы и рациональное использование ресурсов Московской области. М., 1977. С. 98—99.
Парфенов В. И., Ким Г. А., Рыковский Г. Ф. Антропогенные изменения флоры и растительности Белоруссии. Минск, 1985. 294 с.
Серов В. П. Род Ломонос — *Clematis* L. // Флора Восточной Европы. СПб., 2001. Т. 10. С. 95—99.
Степанов Н. В. Дополнение к флоре Красноярского края // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 89—92.
Тихомиров В. Н., Яницкая Т. Ю., Пронькина Г. А. Зонтичные Средней России. Определитель по вегетативным органам. М., 1997. 88 с.
Тодоров Т. Относно разпространението на голия сладник (*Glycyrrhiza glabra* L.) в България // Фитология. 1970. Т. 11. С. 68—70.
Третьяков Д. И. Адвентивная фракция флоры Беларуси и ее становление // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб., 1998. С. 250—259.
Федоров Ан. А. Сем. *Campanulaceae* Juss.—Колокольчиковые // Флора европейской части СССР. Л., 1978. Т. 3. С. 213—238.
Хмелев К. Ф., Березуцкий М. А. Тенденции антропогенной трансформации локальных флор южной части Приволжской возвышенности // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 2. С. 21—30.
Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.
Цвелёв Н. Н. Триба *Anthemidae* Cass. // Флора европейской части СССР. СПб., 1994. Т. 7. С. 106—174.
Шага Н. И. Заносные растения во флоре Нижнего Амура // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 10. С. 1460—1465.
Шлякова Е. В. Сегетальная флора лесной зоны европейской части СССР // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 7. С. 982—990.
Шульц А. А. Адвентивная флора на территории железнодорожных узлов г. Риги // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 10. С. 1445—1464.
Cayonette J., Bernard J., Roy C. Plantes vasculaires nouvelles pour le Quebec: additions, echappees de culture et ephemerophytes // Le Naturalist Canadian. 1983. Vol. 110. N 3. P. 293—312.
Demarest L., Goetghebeur P. Scirpus holoschoenus in België // Dumortiera. 1984. N 29—30. P. 44—48.
Dierssen K. Zum Wandel der Gefäspflanzenflora Schleswig-Holstein und ihre Ursache // Heimat. 1983. Bd 90. H. 6. S. 170—179.
Duvigneand J., Lawalrée A. Une campanule tres rarement naturalisee en Belgique: *Campanula latifolia* L. // Natura mosana. 1978. Vol. 31. N 1. P. 37—42.
Jäger E. Möglichkeiten der Prognose synanhtroper Pflanzenausbreitungen // Flora. 1988. Bd 180. H. 1—2. S. 101—131.
Keller H., Hartmann J. Ausgestorbene, gefährdete und seltene Farn- und Blütenpflanzen in Kanton Aargau: Rote Liste Aargau // Aarganische naturforsch. Ges. Festsch. 1986. Bd 31. S. 189—215.
Landolt E. Veränderungen der Flora der Stadt Zürich in der letzten 159 Jahren // Bauhinia. 1992. Bd 10. S. 149—164.
Padgett D., Crow G. Some unwelcome additions to the flora of New Hampshire // Rhodora. 1993. Vol. 95. N 883—884. P. 348—351.
Pikard J. Exotic plants on Lord Howe Islands: distribution in space and time, 1853—1981 // Journal of Biogeography. 1984. Vol. 11. N 3. P. 1811—2000.
Srivastava J. On the recent introductions in the flora of Purnea (Bichar) // Journal Indian Bot. Soc. 1956. Vol. 35. N 3. P. 308—322.
Sudnik-Wojcikowska B. Dynamik der Warschauer Flora in den letzten 150 Jahren // Gleditschia. 1987. Bd 15. H. 10. S. 9—26.
Sykes W. Checklist of dicotyledons naturalised in New Zealand. 7. *Scrophulariales* // New Zealand Journal of Botany. 1981. Vol. 19. N 1. P. 53—57.
Weeda E. Invasions of vascular plants and mosses in to the Netherlands // Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. 1987. Vol. 90. N 1. P. 19—29.
Wentz A., Stuckey R. The changing distribution of the genus *Najas* (*Najadaceae*) in Ohio // Ohio Journal of Sciences. 1971. Vol. 71. N 5. P. 292—302.

SUMMARY

The paper suggests to distinguish species within the aboriginal fraction of the flora, characterized by anthropogenic migrations. According the literature, the aboriginal fraction of the flora of the southern Privolzhskaya Hills includes 698 species cited as adventitious beyond their natural geographic ranges.

Distribution of these species among elements of the taxonomic and typological structure of the flora studied is analysed. The obtained data are compared to data on migrations of the aboriginal species into anthropogenic habitats of the area under study. A similarity of the flora elements is found between the both types of migrations. The method of distinguishing the anthropochorous element of the aboriginal fraction of flora is suggested to use for prediction of tolerance (adaptation activity) of some flora elements or others to anthropogenic habitats in areas, where such studies are not yet conducted.

УДК 581.524.31 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 7

© Д. С. Кессель, Т. Л. Козьминская, Я. А. Шелестовская

ИНИЦИАЛЬНЫЕ СТАДИИ ЗАРАСТАНИЯ ДЮН КУРШСКОЙ И ВИСЛИНСКОЙ КОС БАЛТИЙСКОГО МОРЯ (КАЛИНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

D. S. KESSEL, T. L. KOZMINSKAYA, Ya. A. SHELESTOVSKAYA.
INITIAL STAGES OF OVERGROWING OF SAND DUNES OF THE KURCHSKAYA AND VISLINSKAYA SPITS OF THE BALTIC SEA (KALININGRAD REGION)

Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
Тел./факс (812) 328-14-72
E-mail: kessel@list.ru
Поступила 15.01.2003

Изучены первые стадии зарастания побережий Куршской и Вислинской кос от этапа одновидовых травянистых сообществ до поселения деревьев. Проведена классификация растительных сообществ на доминантной основе. Выявлены общие черты и различия в растительности кос со стороны моря и со стороны залива. Изучена приуроченность ассоциаций к различным формам рельефа. Построены схемы динамики растительности, отражающие основные пути зарастания дюнных песков.
Ключевые слова: Куршская коса, Вислинская коса, дюны, инициальные стадии зарастания, динамика, дюнная растительность.

Особенностью кос являются незакрепленные песчаные дюны, представляющие собой особый ландшафт, который редко встречается в Европе. Дюны Куршской косы являются одними из высочайших дюн Европы — до 65 м абсолютной высоты, дюны Вислинской косы — до 31.8 м высоты (Корнеевец, Волкова, 1995; Проект..., 1991).

Куршскую и Вислинскую косы объединяют общность их происхождения и строения. В геологическом отношении одна коса является продолжением другой. Основные природные условия на обеих косах сходные. Исходя из этого, были проведены исследования, направленные на выявление закономерностей развития растительности, сходств и различий в структуре растительного покрова на косах.

Предметом настоящего исследования являются растительные сообщества первых стадий зарастания песчаных дюн, от сообществ однолетних трав на незакрепленных песках до сообществ, предшествующих поселению деревьев. Дюнные ландшафты на Куршской косе в виде полос вытянуты вдоль побережий моря и залива. Дюнный комплекс Вислинской косы отличается меньшей мощностью, отсутствием подвижных дюн и наличием хорошо развитого растительного покрова с преобладанием древесной растительности.

Динамичность открытых дюнных ландшафтов обусловливает постоянное формирование пионерных и разрушение уже сформированных сообществ. Территория кос является удобным объектом для изучения сукцессий растительности на дюнных песках. Цель работы — описание разнообразия растительности первых стадий зарастания, от одновидовых простых сообществ до этапа поселения деревьев; проведение типологии сообществ; выявление приуроченности растительных ассоциаций к элементам рельефа и построение рядов динамики растительности.

Материал и методика

Работа выполнена по материалам полевых исследований 1998—2000 гг., проводившихся на территории Национального парка «Куршская коса» и заказника «Вислинская коса» в Калининградской обл. На песчаных дюнах со стороны залива и на авандюне со стороны моря были заложены трансекты, которые располагались параллельно от уреза воды до леса, приблизительно через каждые 3 км. Описания выполнялись вдоль трансект в пределах естественных контуров. Визуально отмечались границы фитоценозов, которые, как правило, были четко выражены. Фитоценозы различались по доминантам травяно-кустарничкового яруса. Также проводились описания растительных сообществ, не встреченных на исследованных профилях, но представляющих интерес.

На Куршской косе было заложено 24 профиля, сделано 385 геоботанических описаний растительности, на Вислинской косе — 32 профиля и 182 геоботанических описания. На каждой пробной площадке учитывали видовой состав растительности, определяли общее проективное покрытие, проективное покрытие травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов и каждого из видов, присутствующих в фитоценозе. Анализ материалов проводился отдельно для 4 массивов данных — для растительности со стороны Балтийского моря на обеих косах (авандюна и необлесенные участки пальве за ней) и со стороны Куршского и Вислинского заливов (большие дюны и прилегающие к ним участки успокоенных дюн).

Результаты

Характеристика местообитания. В поперечном профиле кос можно выделить 4 основных элемента рельефа: зону пляжа, авандюну, центральную равнину (пальве) и дюнные массивы вдоль залива. Начальные стадии развития растительности приурочены к авандюне и дюнным массивам вдоль залива.

Авандюна (береговой защитный вал) протянулась вдоль берега Балтийского моря. Это песчаная гряда высотой от 3 до 8 м. Накопление песка здесь происходило под действием ветра. Высота авандюны была специально увеличена человеком для защиты центральной части косы от песчаных заносов. Сейчас это почти сплошная гряда с плоской бугристой вершиной, крутым склоном к морю, пологим эродированным противоположным склоном.

Дюнные массивы вдоль берегов Куршского и Вислинского заливов представляют собой ряд песчаных всхолмлений, разделенных различными понижениями — долами, по которым происходит вынос песка в сторону залива, и образование пересыпей — мысов. Наветренные склоны дюн северо-западной экспозиции длинные и пологие, подветренные юго-восточные — короткие и крутые, местами почти отвесные. Шлейф наветренных склонов часто мелкобугристый или мелкогрядовый, что связано с неравномерным зарастанием отдельных участков дюн, неоднократным засыпанием песком, зарастающих участков и увеличением за счет этого их высоты. Высота дюнного гребня после шторма может изменяться (Корнеевец, Волкова, 1995).

Классификация растительности проводилась на доминантной основе. Названия ассоциаций даны по доминирующим видам. При выделении ассоциаций учитывали весь видовой состав сообществ, экологические особенности видов доминантов и содоминантов, их принадлежность к той или иной эколого-фитоценотической группе. В названиях ассоциаций знаком «+» соединены виды-содоминанты, относящиеся к одному ярусу.

Под термином «сообщество» в настоящей работе понимается совокупность растений, произрастающих совместно независимо оттого, наблюдается или нет взаимодействие между наземными частями растений. По-видимому, объектами нашего исследования являлись не только фитоценозы, но и агрегации растений, так как в некоторых случаях оценки общего проективного покрытия растений в описаниях были очень низкими. В сезон 2002 г. нами проведены раскопки корневых систем

ТАБЛИЦА 1

Характеристика растительности Куршской косы со стороны моря

Ассоциация	Проективное покрытие, %						Число видов		Частота встречаемости по элементам рельефа			
	общее		трав		мхов							
	мин	макс	мин	макс	мин	макс	мин	макс	1	2	3	4
Cakile baltica+Linaria loeselii	1	15	1	5	—	—	1	3	15			
Ammophila arenaria	10	60	10	60	—	—	2	7		4	2	
Ammophila arenaria+Calammophila baltica	20	60	20	60	—	—	4	10		5		
Calammophila baltica	1	35	1	35	—	—	1	6		4		
Calammophila baltica+Carex arenaria+Lathyrus maritimus	50	80	25	80	—	50	5	12		3	5	
Carex arenaria	8	80	8	80	—	30	2	11		1	9	1
Carex arenaria+Hieracium umbellatum	50	85	40	60	—	70	5	10				5
Calamagrostis epigeios		5		5		—		6		1		
Elymus giganteus+Ammophila arenaria+Petasites spurius	5	60	5	60	—	—	4	5		4		1
Festuca arenaria	20	95	20	95	—	50	3	10			2	9
Lathyrus maritimus	80	100	40	100	—	70	4	13		1	2	
Rubus caecius+Carex arenaria+Mahonia aquifolia	30	100	30	100	—	50	4	8			1	7
Ammophila arenaria+Festuca arenaria	45	60	45	60	—	—	3	3			1	3
Anthyllis maritima	5	35	5	35	—	—	3	6				2
Calammophila baltica+Lathyrus maritimus	25	80	25	80	—	—	3	7		2	3	
Carex arenaria+Galium album+Galium verum	50	90	50	80	—	50	3	15				11
Carex arenaria+Ammophila arenaria	35	85	35	85	—	—	5	8			3	
Carex arenaria+Artemisia campestris	40	85	35	50	10	70	5	9				2
Festuca arenaria+Carex arenaria	30	90	30	90	—	—	3	5			5	1
Galium album+Galium verum+Fragaria vesca	45	90	45	80	—	50	6	22				7
Gypsophila paniculata	50	90	40	80	—	60	6	14			1	7
Lathyrus maritimus+Carex arenaria+Hieracium umbellatum	25	45	25	45	—	—	3	7				6
Lathyrus maritimus+Leymus arenarius	60	90	60	90	—	3	5	8		2	2	1
Salix repens+Galium album+Galium verum	70	100	50	80	—	55	6	22				5
Festuca arenaria+Lathyrus maritimus	7	100	7	100	—	—	2	9			18	
Festuca polesica+Corynephorus canescens		60		30		35		10				1
Общее число описаний									15	27	54	69

Примечание. Элементы рельефа: 1 — подножие авандюны, 2 — склон дюны, обращенный к морю, 3 — верхняя часть склона и вершина авандюны, 4 — понижение за авандюной.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика растительности Вислинской косы со стороны моря

Ассоциация	Проективное покрытие, %						Число видов		Частота встречаемости по элементам рельефа			
	общее		трав		мхов							
	мин	макс	мин	макс	мин	макс	мин	макс	1	2	3	4
Cakile baltica+Linaria loeselii	1	3	1	3	—	—	2	2	8			
Ammophila arenaria+Cakile baltica+Linaria loeselii	1	5	1	5	—	—	1	3	5	2		
Ammophila arenaria	5	80	5	70	—	25	3	12	1	23	12	4
Ammophila arenaria+Leymus arenarius	10	30	10	30	—	—	3	7		1	1	
Ammophila arenaria+Lathyrus maritimus	60	70	60	70	—	—	4	8		3		
Ammophila arenaria+Corynephorus canescens	50	60	60	60	3	5	3	14			2	1
Corynephorus canescens	10	100	10	80	5	30	3	15			9	19
Corynephorus canescens+Artemisia campestris	15	70	15	70	—	20	5	14		1	4	7
Corynephorus canescens+Jasione montana	30	80	25	70	3	15	6	12			4	3
Corynephorus canescens+Carex arenaria	40	60	40	60	10	10	10	10				2
Festuca arenaria+Corynephorus canescens	15	100	15	90	0	30	4	15			1	3
Festuca arenaria	10	100	10	90	10	40	3	14		2	6	8
Jasione montana	10	50	10	40	—	30	6	10				3
Artemisia campestris	30	40	30	40	—	—	6	9				2
Artemisia campestris+Tragopogon heterospermus	15	40	15	40	—	—	3	8			2	2
Rosa rugosa	60	85	60	85	4	10	2	9		1	5	3
Carex arenaria	20	90	20	90	—	10	6	11		1	2	4
Общее число описаний									14	34	48	61

Примечание. Элементы рельефа: 1— подножие авандюны, 2 — склон дюны, обращенный к морю, 3 — верхняя часть склона и вершина авандюны, 4 — понижение за авандюной.

некоторых доминирующих видов. Эти исследования показали, что корневые системы смыкаются даже при очень низких значениях проективного покрытия. Однако нельзя исключать наличия агрегаций, особенно среди однолетников, которые также учитывались при классификации.

Со стороны моря на Куршской косе выделено 26 ассоциаций (табл. 1). В этих сообществах доминируют и содоминируют *Ammophila arenaria*,[1] *Calammophila baltica*, *Carex arenaria*, *Cakile baltica*, *Festuca arenaria*, *Lathyrus maritimus*. Наиболее часто встречаются ассоциации Festuca arenaria + Lathyrus maritimus (18 фитоценозов), Festuca arenaria, Carex arenaria + Galium album + Galium verum (по 11 фитоценозов).

Незначительное проективное покрытие характерно для группировок первых стадий зарастания (*Linaria loeselii*, *Cakile baltica*) — 1—15 % и для сообществ типичных псаммофитов (до 20 %). Участие мхов и лишайников в таких сообществах незначительно, встречаются эти сообщества в большинстве случаев на незакрепленных, подвижных песках.

[1] Названия сосудистых растений приведены по С. К. Черепанову (1995).

Для сообществ, распространенных на успокоенных песках, характерно высокое общее проективное покрытие (50—90 %) (проективное покрытие мохово-лишайникового яруса в среднем составляет 25—70 %). Основные виды мхов — *Ceratodon purpureus*,[2] *Climacium dendroides*, *Polytrichum piliferum*, из лишайников преобладает род *Cladonia*. Наиболее богаты по видовому составу полидоминантные сообщества Galium album + Galium verum + Fragaria vesca (22 вида), Salix repens + Galium album + Galium verum (22 вида), Carex arenaria + Galium album + Galium verum (15 видов), которые чаще всего приурочены к опушкам леса и, по-видимому, соответствуют более поздним стадиям зарастания песков.

Со стороны моря на Вислинской косе выделено 17 ассоциаций (табл. 2). В качестве доминантов и содоминантов чаще других выступают *Ammophila arenaria*, *Corynephorus canescens* и *Festuca arenaria*. Наиболее полно представлены ассоциации Ammophila arenaria (40 фитоценозов), Corynephorus canescens (28), Festuca arenaria (16), Corynephorus canescens + Artemisia campestris (12). Для этих сообществ характерно высокое общее проективное покрытие (до 100 %) и наличие хорошо развитого мохово-лишайникового яруса (проективное покрытие 25—40 %), в котором преобладает *Tortula ruralis* (этот вид мха на Куршской косе нами не встречен).

Незначительное проективное покрытие отмечается в группировках первых стадий зарастания (1—5 %) и в сообществах типичных псаммофитов (30—40 %), что характерно для приморских ассоциаций обеих кос.

По видовому составу наиболее богаты ассоциации с участием *Corynephorus canescens* и *Festuca arenaria*, содержащие по 14—15 видов. Эти сообщества обычно приурочены к успокоенным пескам.

Ассоциации, выделенные для морского побережья Куршской косы, более разнообразны по набору доминантов. Растительный покров Вислинской косы более однороден, выделенные ассоциации, как правило, монодоминантны. 4 ассоциации являются общими для обеих кос. В этих ассоциациях доминируют *Ammophila arenaria*, *Carex arenaria*, *Festuca arenaria*, *Cakile baltica*. Наличие ассоциаций, присутствующих на одной косе и не встречающихся на другой, объясняется особенностями распространения отдельных видов. Например, *Calammophila baltica*, *Elymus giganteus* и *Gypsophila paniculata* — виды, широко распространенные на Куршской косе и практически не встречающиеся на Вислинской.

Со стороны Куршского залива выделено 32 ассоциации (табл. 3), в которых чаще всего участвуют *Corynephorus canescens*, *Calamagrostis epigeios*, *Ammophila arenaria*, *Calammophila baltica*, *Lathyrus maritimus*, *Artemisia campestris*. Хорошо представлены ассоциации Corynephorus canescens (39 фитоценозов), Carex arenaria (19), Corynephorus canescens + Lathyrus maritimus + Jasione montana (15), Elymus giganteus + Ammophila arenaria + Petasites spurius (12). Общее проективное покрытие в этих ассоциациях составляет в среднем 70—100, проективное покрытие мохово-лишайникового яруса — 30—85 %. Основные виды мхов — *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum juniperinum*, *Dicranum scoparium*, встречаются лишайники родов *Cladonia* и *Peltigera*. В группировках первых стадий зарастания, так же как и со стороны моря, отмечены низкое проективное покрытие (до 20 %) и незначительное участие мхов и лишайников.

Наиболее богаты по видовому составу ассоциации Corynephorus canescens — 27 видов, Calamagrostis epigeios + Lathyrus maritimus + Leymus arenarius + Petasites spurius — 26 видов, Carex arenaria — 22 вида.

Дюнный комплекс Вислинской косы отличается меньшей мощностью, отсутствием подвижных дюн и наличием хорошо развитого растительного покрова с преобладанием древесной растительности. Степень закрепления песка здесь выше, чем на дюнах Куршской косы, сообщества первых стадий зарастания встречаются реже и разнообразие их невелико.

---

[2] Названия мхов приведены по М. С. Игнатову и О. М. Афониной (1992).

ТАБЛИЦА 3

Характеристика растительности Куршской косы со стороны залива

Ассоциация	Проективное покрытие, %						Число видов		Частота встречаемости по элементам рельефа				
	общее		трав		мхов								
	мин	макс	мин	макс	мин	макс	мин	макс	1	2	3	4	5
Cakile baltica+Linaria loeselii	2	20	2	20	—	—	1	3	2				
Ammophila arenaria	5	30	5	30	—	—	3	15	5	4			
Ammophila arenaria+Calammophila baltica	15	30	15	30	—	—	4	8	4				
Calammophila baltica	20	40	20	40	—	—	3	6	2				
Calammophila baltica+Carex arenaria+Lathyrus maritimus	20	25	20	25	—	3	4	6		3			
Carex arenaria	15	100	10	80	—	60	1	22			16	1	2
Carex arenaria+Hieracium umbellatum	80	85	50	60	40	50	15	17				1	1
Calamagrostis epigeios	15	50	15	20	—	50	6	10	1		3		
Elymus giganteus+Ammophila arenaria+Petasites spurius	7	100	7	80	—	30	2	13	3	7			1
Lathyrus maritimus	5	60	5	60	—	1	3	11			6		
Festuca arenaria	7	95	7	95	—	—	3	11	3		3		
Rubus caesius+Galium album+Galium verum	45	100	25	85	—	40	10	20				8	1
Artemisia campestris	1	50	1	45	—	30	1	13		1	5	2	
Calamagrostis epigeios+Lathyrus maritimus+Leymus arenarius+Petasites spurius	10	75	10	75	—	10	4	26			10		
Carex arenaria+Thymus serpyllum	5	60	5	40	—	25	3	12			4		2
Corynephorus canescens	1	95	1	60	—	75	1	27			10	28	1
Corynephorus canescens+Festuca arenaria	10	15	10	15	—	1	4	9			1	2	1
Corynephorus canescens+Elymus giganteus	10	70	15	40	—	50	5	13		1		5	1
Corynephorus canescens+Lathyrus maritimus+Jasione montana	25	90	15	70	—	70	5	13	1	5			
Corynephorus canescens+Ammophila arenaria	10	30	10	30	—	—	6	9			4		
Corynephorus canescens+Astragalus arenarius	70	80	20	60	40	50	6	12			2		
Corynephorus canescens+Artemisia campestris	15	25	3	20	—	10	5	11		4			1
Hieracium imbellatum	15	95	15	30	—	85	4	10				5	
Jasione montana	10	25	10	25	—	10	5	6				3	
Lathyrus maritimus+Artemisia campestris+Elymus giganteus	10	40	10	40	—	—	2	7			1		3
Lathyrus maritimus+Corispermum intermedium+Petasites spurius	20	60	20	60	—	—	4	6	3	1			
Petasites spurius+Phragmites australis	7	60	7	60	—	10	2	11			9		
Thymus serpyllum	30	80	20	60	—	55	5	13			2	5	

Ассоциация	Проективное покрытие, %						Число видов		Частота встречаемости по элементам рельефа				
	общее		трав		мхов								
	мин	макс	мин	макс	мин	макс	мин	макс	1	2	3	4	5
Viola arenaria	15	30	15	30	—	30	5	8		1		2	
Calamagrostis egigeios+Corynephorus canescens+Ammophila arenaria	20	60	20	35	—	—	8	11		2	3		
Festuca polesica+Corynephorus canescens		95		30		70		27			1		
Corispermum intermedium		5		5		—		4	1				
Общее число описаний									25	29	76	62	14

Примечание. Элементы рельефа: 1 — склон дюны, обращенный к заливу; 2 — вершина дюны; 3 — центральная часть равнины и понижение к лесу (для профилей 1-го типа); 4 — прибрежная равнина; 5 — центральная часть равнины и понижение к лесу (для профилей 2-го типа).

Со стороны Вислинского залива выделено 6 ассоциаций (табл. 4). Преимущественно все они являются монодоминантными. Ассоциации представлены более или менее равномерно. Все фитоценозы имеют достаточно высокое общее проективное покрытие (до 80 %). Моховой покров присутствует практически во всех сообществах, в качестве доминанта выступает *Brachythecium albicans*.

По видовому составу наиболее богаты ассоциации Corynephorus canescens, в которых отмечен 21 вид.

4 ассоциации растительности со стороны залива являются общими для двух кос. Это ассоциации с доминированием *Ammophila arenaria*, *Carex arenaria*, *Festuca arenaria*. Однако ассоциации, выделенные для побережья Куршского залива, чаще полидоминантны и более разнообразны. Это связано с тем, что незакрепленные дюны на Куршской косе занимают бо́льшие площади, что в свою очередь приводит к большему разнообразию условий местообитания.

Сравнивая ассоциации растительности со стороны моря с ассоциациями со стороны залива, можно выделить целый ряд особенностей. Некоторые доминанты

ТАБЛИЦА 4

Характеристика растительности Вислинской косы со стороны залива

Ассоциация	Проективное покрытие, %						Число видов		Частота встречаемости по элементам рельефа				
	общее		трав		мхов								
	мин	макс	мин	макс	мин	макс	мин	макс	1	2	3	4	5
Calamagrostis epigeios	3	80	3	80	—	5	4	9	1		2		1
Phragmites australis	2	70	2	70	—	10	1	13	3		4		
Carex arenaria	3	80	3	50	—	35	2	15	1		1	1	1
Corynephorus canescens	10	70	10	50	5	20	4	21	1	3	1	1	
Jasione montana+Corynephorus canescens	10	20	10	20	—	—	7	7		1		1	
Rosa rugosa	70	70	60	70	—	40	4	14	1				1
Общее число описаний									7	4	8	3	3

Примечание. Элементы рельефа: 1 — склон дюны, обращенный к заливу; 2 — вершина дюны; 3 — центральная часть равнины и понижение к лесу (для профилей 1-го типа); 4 — прибрежная равнина; 5 — центральная часть равнины и понижение к лесу (для профилей 2-го типа).

являются общими для двух экотопов: для Вислинской косы это *Carex arenaria* и *Corynephorus canescens*. Для Куршской косы из 24 видов 11 являются доминантами в обоих экотопах (*Ammophila arenaria*, *Carex arenaria*, *Festuca arenaria*, *Calammophila baltica*, *Lathyrus maritimus*, *Hieracium umbelatum*, *Calamagrostis epigeios*, *Elymus giganteus*, *Petasites spurius*, *Festuca polesica*, *Corynephorus canescens*). Существует и ряд различий для растительности со стороны моря и заливов. Общее проективное покрытие в фитоценозах со стороны залива оказывается выше, чем со стороны моря, это относится и к мохово-лишайниковому ярусу. Сообщества со стороны залива флористически более богаты. Наличие ассоциаций, присутствующих в одном экотопе и не встречающихся в другом, объясняется особенностями распространения отдельных видов. *Honkenya peploides*, *Gypsophila paniculata* характерны для морского побережья и не встречаются на дюнах у залива (Эрингис, Пакальнис, 1976). *Equisetum arvense*, *Phragmites australis*, напротив, не встречаются у моря, но довольно часто их можно встретить на побережье залива.

В структуре растительности кос существуют различия, связанные с участием различных видов. *Corynephorus canescens* — активный доминант на Вислинской косе как со стороны моря, так и со стороны залива, на Куршской выступает в роли господствующего вида только со стороны залива. *Jasione montana* не выступает в качестве доминанта на Куршской косе ни со стороны моря, ни со стороны залива, но в обоих экотопах на Вислинской косе его участие значительно.

Рельеф побережий Куршской и Вислинской кос весьма разнообразен. Более однотипный рельеф характерен для морского побережья, поскольку на всем его протяжении наблюдается вал — авандюна. Со стороны залива рельеф более разнообразен, могут встречаться как дюнные ландшафты, так и равнинные участки. Для более наглядного представления о характере рельефа были вычерчены поперечные профили для всех пройденных трансект.

Все профили морского побережья имеют общее строение. На Куршской косе от уреза воды простирается зона пляжа шириной 20—35 м, затем начинается авандюна — песчаный вал высотой 5—11 м, за которым расположен равнинный участок, протягивающийся до леса. Протяженность трансект составляет от 47 до 185 м. На Вислинской косе зона пляжа несколько у́же 20—30 м. Авандюна выражена слабее, ее высота составляет 3—6 м. Протяженность трансект — 47—175 м.

Для побережья залива характерны 2 типа профилей. К 1-му относятся профили с высокими дюнами, которые начинаются от уреза воды, имеют довольно резкий подъем до 70° и достигают 15—30 м в высоту (рис. 1). Ко 2-му типу относятся профили, на которых от уреза воды начинается выровненный, слегка волнистый участок с небольшими повышениями высотой от 0.5 до 3 м. На Куршской косе описано 6 профилей 1-го типа, их протяженность от 20 до 160 м и 3 профиля 2-го типа длиной от 135 до 500 м. На Вислинской косе 4 трансекты 1-го типа, их протяженность составляет 25—45 м и 3 трансекты 2-го типа с высокими дюнами (до 13 м), длина этих трансект — 40—50 м.

Данные о приуроченности выделенных ассоциаций к элементам рельефа приведены в табл. 1—4. В таблицах указана частота встречаемости ассоциаций в каждом элементе рельефа. Особенностью распределения ассоциаций является их четкая приуроченность к какому-либо одному или двум элементам рельефа. Для обеих кос имеются общие черты в характере распределения ассоциаций. Для морского побережья выявлены следующие особенности в распределении растительности. Склон авандюны к морю практически на всех описанных профилях покрыт сообществом с доминированием *Ammophila arenaria*. Для понижения за авандюной характерно значительное разнообразие растительности. На выраженных дюнах со стороны залива ассоциации склона дюны к заливу немногочисленны и характерны только для этой формы рельефа. Наибольшим разнообразием ассоциаций отличаются центральные части равнины с понижением к лесу.

Наиболее четко приуроченность ассоциаций к элементам рельефа выражена со стороны моря. Структура растительного покрова на первых двух элементах (подножие

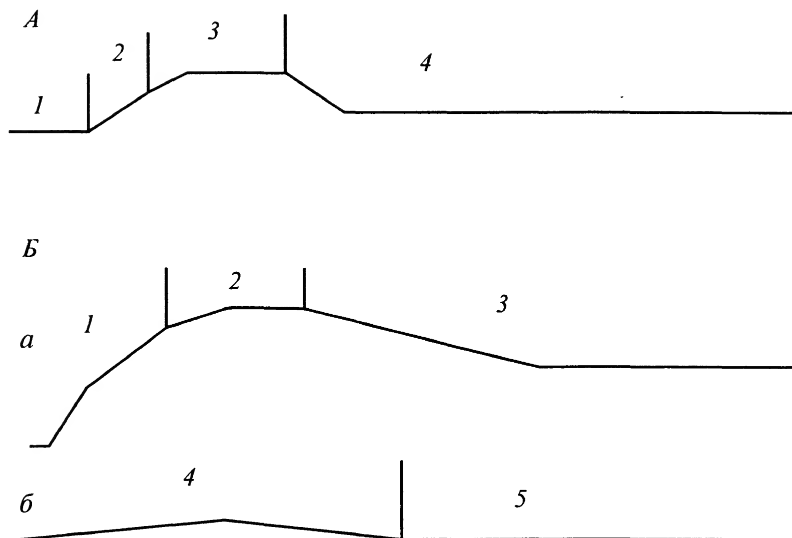


Рис. 1. Элементы рельефа дюнного ландшафта.

А — элементы рельефа побережья моря: *1* — подножье авандюны; *2* — склон дюны, обращенный к морю; *3* — верхняя часть склона и вершина авандюны; *4* — понижение за авандюной. *Б* — элементы рельефа побережья залива: *а* — на участках с высокими дюнами: *1* — склон дюны, обращенный к заливу; *2* — вершина дюны; *3* — центральная часть равнины и понижение к лесу; *б* — на равнинных участках: *4* — прибрежная равнина; *5* — центральная часть равнины и понижение к лесу.

авандюны и склон авандюны, обращенный к морю) сходна для обеих кос. К подножию авандюны как на Куршской, так и на Вислинской косе приурочены, как правило, маловидовые и разреженные сообщества (проективное покрытие не превышает 20 %) — ассоциации Linaria loeselii, Cakile baltica, Ammophila arenaria. Такие сообщества встречаются только на участках, наиболее подверженных разрушительному действию волн. *Linaria loeselii* и *Cakile baltica* — однолетние растения, способные прорастать и давать семена на голом, незакрепленном песке, но они вытесняются многолетниками в более стабильных условиях. *Ammophila arenaria* удерживается здесь благодаря мощной корневой системе и способности к вегетативному размножению.

На склоне авандюны, обращенном к морю, присутствуют фитоценозы с небольшим проективным покрытием (20—40 %), одновидовые или сложенные 2—3 псаммофитами (*Calammophila baltica*, *Ammophila arenaria*, *Lathyrus maritimus*, *Elymus giganteus*, *Leymus arenarius*). Иногда на этом склоне можно встретить сообщества, характерные для вершины авандюны, оказавшиеся здесь из-за осыпания песка.

К верхней части склона и к вершине авандюны на Куршской косе приурочены ассоциации с *Carex arenaria*, *Festuca arenaria*, *Lathyrus maritimus*. На Вислинской косе на этой форме рельефа преобладают сообщества с *Corynephorus canescens*, *Festuca arenaria*, *Rosa rugosa*, которые не встречаются на Куршской косе на этом элементе рельефа.

На понижении за авандюной на обеих косах присутствуют более сформированные растительные сообщества. Общее проективное покрытие в них достигает 100 %, а количество видов максимально для данного экотопа (до 22 видов). В сообществах участвуют лесные виды. Подобные растительные группировки встречаются только в понижении, так как именно здесь создаются благоприятные условия для их формирования: понижение защищено с одной стороны гребнем авандюны, а с другой — лесом. В этих сообществах на Куршской косе кроме псаммофитов присутствуют виды, не характерные для песчаных местообитаний — *Galium album*, *G. verum*,

Gypsophila paniculata. На Вислинской косе наиболее распространены сообщества с участием *Corynephorus canescens*, *Artemisia campestris*, *Festuca arenaria*.

На склоне дюны, обращенном к заливу, встречаются как одновидовые куртины, так и маловидовые сообщества с невысоким проективным покрытием. На Куршской косе к этому элементу рельефа приурочены ассоциации с доминированием *Ammophila arenaria*, *Lathyrus maritimus*, *Elymus giganteus*, *Petasites spurius*. На вершине дюны распространены одно-, двухвидовые сообщества, сложенные *Elymus giganteus*, *Ammophila arenaria*, *Lathyrus maritimus*, *Corynephorus canescens*, *Jasione montana*. На прибрежной равнине присутствуют ассоциации, сложенные *Carex arenaria*, *Lathyrus maritimus*, *Artemisia campestris*, *Festuca arenaria*. На центральной части равнины и понижении к лесу распространены ассоциации, в которых доминирует или содоминирует *Corynephorus canescens*, а также присутствуют виды, не характерные для песчаных местообитаний, — *Rubus caesius*, *Galium verum*.

Распределение ассоциаций по элементам рельефа со стороны залива на Вислинской косе имеет некоторые особенности. Лесистость этой косы значительно выше. Практически на всем протяжении побережья Вислинского залива лесная растительность доходит до кромки воды. Открытые дюнные ландшафты занимают очень небольшие участки побережья, и в пределах этих территорий растительность не однородна. В связи с этим невозможно говорить о каких-либо закономерностях распределения растительности первых стадий зарастания и их динамике.

Анализируя распределение растительности на обеих косах, можно говорить о сукцессиях растительных сообществ дюнных песков. При рассмотрении динамики растительности мы исходим из предположения, что пространственная изменчивость отражает временную. Факторами, по которым строится динамический ряд, выступают: степень нарушенности территории (если какой-либо элемент рельефа подвергся нарушениям, то к нему приурочены начальные стадии зарастания), проективное покрытие (чем больше его значение, тем менее нарушен участок) и в некоторых случаях количество видов и показатели их встречаемости (чем больше видов представлено и выше их встречаемость в ассоциации, тем более стабильны условия).

Исходя из анализа пространственного размещения ассоциаций, можно говорить о том, что ассоциации, приуроченные к прибрежным участкам, являются начальными этапами зарастания, поскольку на этих формах рельефа довольно часты нарушения и условия существования нестабильны. Более сформированными и соответственно более развитыми являются ассоциации, приуроченные к равнинным участкам за дюнами и авандюной.

Процессы зарастания дюнных песков Куршской косы изучались разными исследователями (Regel, 1935—1936; Paul, 1953; Ниценко, 1968; Разумова, 1970; Банджюлене, 1979; Наткевичайте-Иванаускене, Банджюлене, 1975). Все авторы сходятся на том, что для процессов зарастания песчаных морских побережий всей Северо-Западной Европы характерными являются 3 стадии.

1) Сообщества глубококорневищных злаков (белая дюна незакрепленные пески), 2) сообщества плотнодерновинных злаков (серая дюна закрепленные пески), 3) сосновые или березовые леса (черная дюна закрепленные пески, поросшие древесной или кустарниковой растительностью).

Пути зарастания со стороны моря и со стороны залива различаются по доминантам растительных сообществ (Ниценко, 1970).

Отмечаются различия в типах зарастания песков в северной и южной частях Куршской косы, что подтверждает наличие зональной границы растительности на данной территории (Наткевичайте-Иванаускене, Банджюлене, 1975).

Все выделенные нами ассоциации можно отнести к двум основным стадиям зарастания дюнных песков — белой и серой дюны.

На первых стадиях зарастания появляются, как правило, одновидовые разреженные сообщества из *Cakile baltica*, *Linaria loeselii*, *Ammophila arenaria*, *Lathyrus maritimus*, *Elymus giganteus*, *Leymus arenarius*. Последующие смены растительности характерны не для всех сообществ, так как эти виды различаются по своей способ-

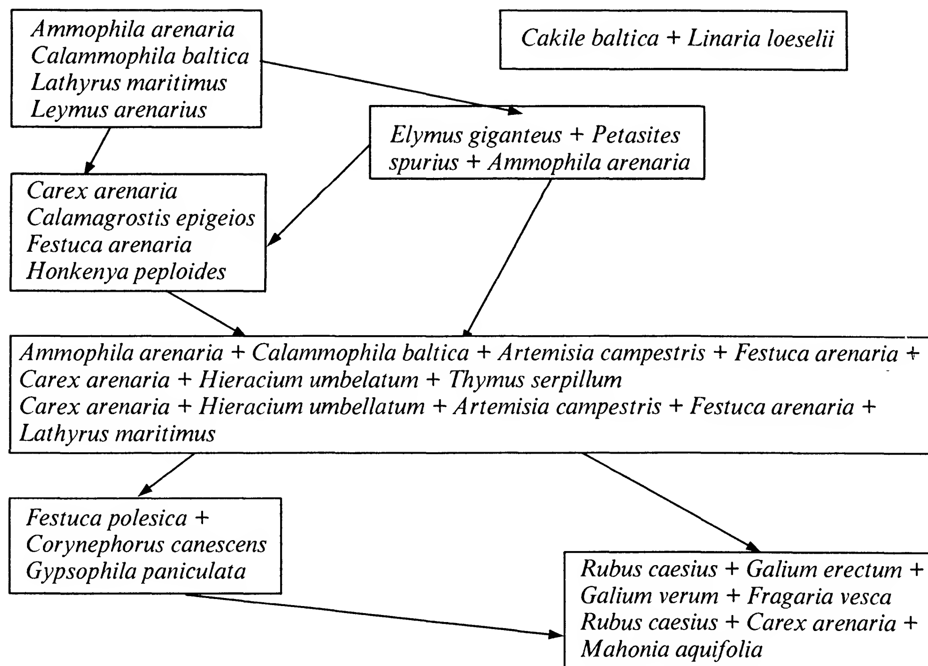


Рис. 2. Схема зарастания дюнных песков со стороны моря.

ности закреплять песок. Для появления растительности следующих стадий зарастания необходимо, чтобы субстрат был закреплен в достаточной мере. В связи с этим сообщества Cakile baltica, Linaria loeselii не имеют дальнейшего развития.

По мнению И. И. Гордиенко (1964), начало сукцессионному ряду могут давать многолетние корневищные олиготрофные растения, способные выносить длительное выдувание их корневой системы и в случае засыпания их песком образовывать придаточные корни, что могут лишь немногие псаммофиты. Этим объясняется то, что широко распространены лишь несколько таких видов. В Прибалтике Гордиенко отмечает 2 вида-пионера: *Ammophila arenaria* и *Leymus arenarius*. Однако, по нашим наблюдениям, к видам-пионерам на косах можно отнести *Lathyrus maritimus* и натурализовавшийся на Куршской косе *Elymus giganteus*. Эти виды также обладают способностью поселяться на голом песке и удерживаться на одном месте в течение нескольких лет, давая тем самым возможность видам, не приспособленным к произрастанию на подвижных песках, поселяться в своих куртинах.

Следует отметить, что в различных формах рельефа скорость протекания сукцессий и представленность различных стадий неодинаковы. Так, в условиях основного дюнного гребня ветровая эрозия оказывается сильнее, чем закрепляющие процессы развития растительности. На уступах, в седловинах и пологих, обращенных внутрь косы, склонах дюн заросли многолетников иногда переходят в полидоминантные сообщества, которые впоследствии могут зарастать ивами. Поселение деревьев возможно на определенных стадиях сукцессий, идущих на плоских и слабоволнистых участках, сравнительно мало подверженных ветровой эрозии.

Учитывая все вышесказанное, можно построить следующие схемы, отражающие пути зарастания дюнных песков со стороны моря (рис. 2) и со стороны залива (рис. 3, 4).

На рис. 2 представлена схема зарастания дюнных песков со стороны моря. В целом она идентична для обеих кос. Однако в схеме, составленной для побережья Вислинской косы, отсутствует блок, сложенный *Elymus giganteus* и *Petasites spurius*. Это объясняется тем, что *Elymus giganteus* на этой косе не высаживался, а *Petasites*

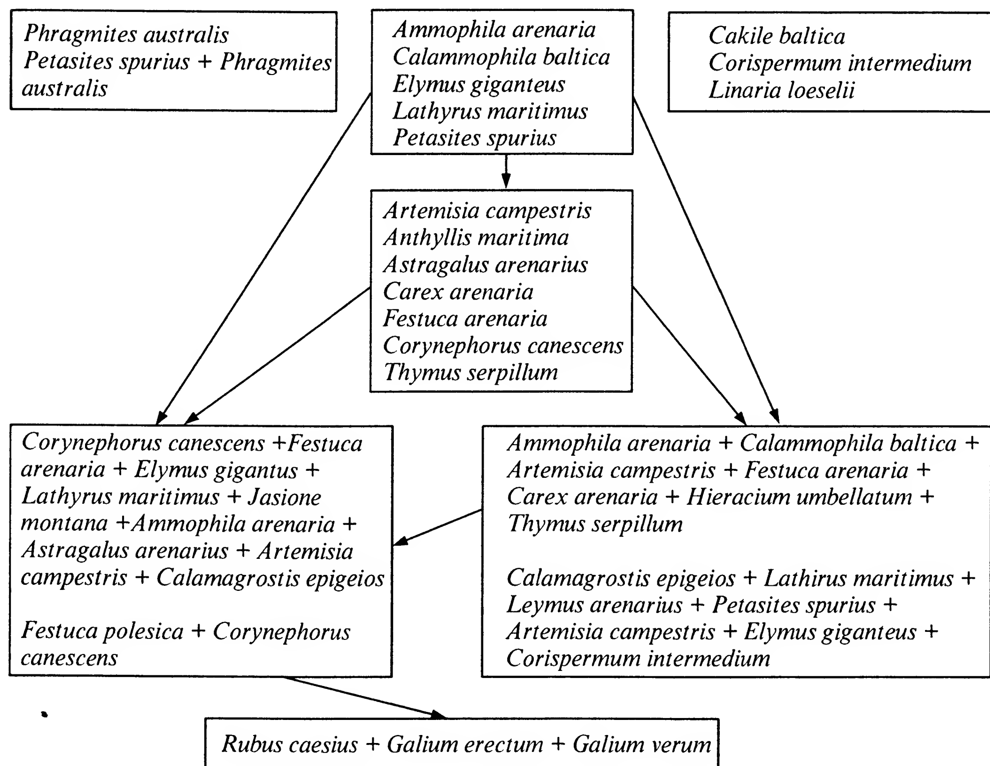


Рис. 3. Схема зарастания дюнных песков со стороны залива (для профилей типа 2).

spurius не встречается. Для морского побережья можно указать следующий ряд смен: разреженные сообщества с доминированием *Elymus giganteus*, *Ammophila arenaria*, *Calammophila baltica*, в дальнейшем к ним добавляются *Carex arenaria*, *Festuca arenaria*, *Jasione montana*, формируя полидоминантные сообщества. Следующей стадией выступают многовидовые сообщества с участием *Festuca arenaria* и *Corynephorus canescens* в комбинации с другими видами. На этом этапе часто отмечается присутствие мхов и лишайников. Последним этапом зарастания являются так называемые «луговидные редкотравья», с высоким общим проективным покрытием (до 100 %), в которых велико участие луговых и опушечных видов.

Для побережья залива было составлено две схемы — для равнинных участков и для участков с высокими дюнами.

Схема, составленная для равнинных участков, довольно простая — она состоит всего из трех этапов. В качестве начального этапа выступают полидоминантные сообщества псаммофитов, которые впоследствии переходят в ассоциации с участием *Carex arenaria*, *Festuca arenaria*. Более поздние стадии представлены сформированными многовидовыми сообществами с доминированием *Corynephorus canescens* и участием *Festuca arenaria*, *Jasione montana*, *Artemisia campestris*. В них отмечается присутствие мхов и лишайников, а на более поздних этапах — участие опушечных и луговых видов.

На равнинных участках отдельно были выделены сообщества с *Phragmites australis*, так как эти ассоциации не являются типичными для дюнных ландшафтов, а относятся к прибрежной растительности. В наших описаниях они были встречены у подножия дюн со стороны залива, на узкой полосе пляжа.

Схема зарастания высоких дюн также состоит из трех этапов. Начальный этап представляют группировки псаммофитов, которые позднее переходят в полидоминант-

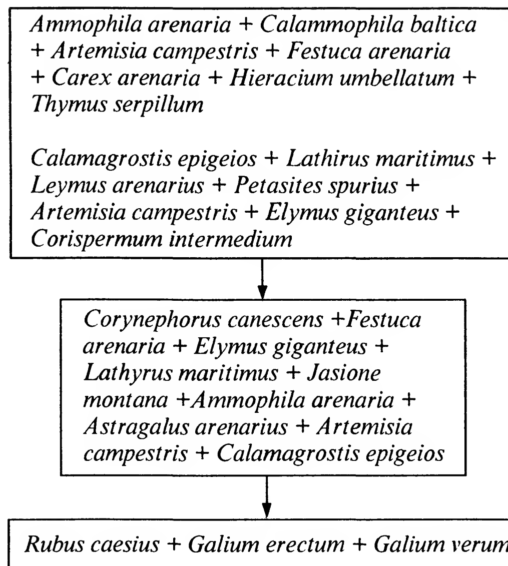


Рис. 4. Схема зарастания дюнных песков со стороны залива (для профилей типа 1).

ные сообщества, сложенные *Corynephorus canescens*, в которых также участвуют другие виды — *Jasione montana*, *Artemisia campestris*, *Lathyrus maritimus*. На более успокоенных песках распространены сообщества с доминированием *Corynephorus canescens* и участием *Thymus serpyllum*, *Hieracium umbellatum*.

В качестве начального этапа на всех схемах выступают сообщества псаммофитов, а стадии, предшествующие поселению деревьев, представлены сложными сообществами, в которых основную роль играет *Corynephorus canescens*.

В целом динамические ряды зарастания отдельных кос отличаются незначительно, что связано с общностью их происхождения и строения. Растительный покров Куршской косы более разнообразен, что можно объяснить большей антропогенной нагрузкой на этой косе и активными мероприятиями по интродукции растений. На Вислинской косе растительность более однородная и более сформированная, поскольку на протяжении десятилетий антропогенное воздействие здесь было сведено к минимуму.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке гранта Минобразования РФ «Динамика растительности дюнных ландшафтов (на примере Куршской и Вислинской кос Балтийского моря)» (Е00-6-201).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банджюлене Р. Сохранение основных стадий растительного покрова при охране ландшафта косы Кюршю-Нярия // Формирование растительного покрова при оптимизации ландшафта. Вильнюс, 1979. С. 102—107.

Гордиенко И. И. Олешские пески и биогеоценотические связи в процессе их зарастания. Киев, 1969. 242 с.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. Т. 1—2. 1992. С. 1—86.

Корнеевец Л. В., Волкова И. И. Характеристика основных компонентов природных комплексов юго-восточной Балтики // Проблемы физической и экономической географии Калининградского региона. Калининград, 1995. С. 53—57.

Наткавичайте-Иванаускене М., Банджюлене Р. Зональная граница растительности на территории Куршской косы // Науч. тр. вузов Лит. ССР. Сер. Биология. 1975. № 14. С. 112—116.

Ниценко А. А. Наблюдения над зарастанием дюнных песков Куршской косы. Вестн. ЛГУ. 1968. № 21. С. 69—79.

Ниценко А. А. Материалы к изучению растительного покрова Куршской косы (Калининградская область) // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 4. С. 481—490.

Проект организации и развития лесного хозяйства Государственного природного национального парка «Куршская коса» Калининградского лесохозяйственного территориального производственного объединения. Пояс. зап. к почвенному исследованию. 1991. Рельеф, геология, гидрология и гидрогеология. 13 с.

Разумова Л. М. О сукцессиях растительности на песках советской Прибалтики // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 9. С. 1333—1335.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.

Эрингис К., Пакальнис Р. Пространственное распределение *Gypsophila paniculata* в очаге массового распространения в приморской полосе Кюршю-Нярия // Фитогеографическая, флористическая и геоботаническая характеристика приморской растительности. Вильнюс, 1976. С. 148—150.

Paul K. H. Morphologie und Vegetation der Kurischen Nehrung. 2 // Nova Acta Leopoldina (Abhandl. Deutsch. Acad. Naturforscher). 1953. Bd 16. Hf 113, neue Ser.

Regel C. Über die Gliederung der Strandvegetation an der nordeuropäischen Kusten. // Mem. Soc. Fauna at Flora Fenn. 12. 1935—1936 (цит. по: Банджюлене Р. 1976. С. 46—51).

SUMMARY

The first stages of overgrowing of the coasts of the Kurchskaya and Vislinskaya Spits were studied, from simple grassy communities to the stage of settling trees. A classification of plant communities was carried out. The common dominants for both spits at the sea coasts are *Ammophila arenaria*, *Carex arenaria*, *Festuca arenaria*, *Cakile baltica*. Plant associations at the Kurchskaya Spit are more varied and often have several dominants. The common dominants at the bay coasts are *Ammophila arenaria*, *Festuca arenaria*, *Carex arenaria*. Schematic profiles of the bay and the sea coasts were drawn up. The connection between vegetation and the elements of relief was revealed. This connection is the most distinct at the sea coasts of both spits. The schemes of vegetation dynamics were made. These schemes reflect the patterns of overgrowing of the sand dunes. The schemes of overgrowing of sand at the sea coasts for both spits are identical, but there is no block containing *Elymus giganteus* и *Petasites spurius* detected at the Vislinskaya Spit. Two schemes were made up for the bay coast: the first scheme for flat surfaces, and the second for high dunes. As a whole the dynamical rows of overgrowing vary insignificantly, which may be connected to the identity of origin and structure of the spits. Vegetation at the Kurchskaya Spit is more varied, which might be explained by a strong anthropogenic influence at the spit and high activity of plant introduction. At the Vislinskaya Spit the vegetation is more settled and homogenous, because anthropogenic influence there was minimal for several decades.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.948.2

© С. В. Овчинникова

СИСТЕМА РОДА *ERITRICHIUM* (*BORAGINACEAE*)

S. V. OVCZINNIKOVA. THE SYSTEM OF THE GENUS *ERITRICHIUM* (*BORAGINACEAE*)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (3832) 30-19-86
E-mail: root@botgard.nsk.su
Поступила 24.04.2002
Окончательный вариант получен 17.12.2002

Дана система рода *Eritrichium* (триба *Eritrichieae*, *Boraginaceae*), включающая 75 видов, в которой предложено деление на 2 подрода, 6 секций, 2 подсекции и 11 рядов. Описаны 2 новые секции, 2 подсекции и 6 видов рядов, установлены новые комбинации, валидизирован вид *E. tianschanicum*. Для надвидовых таксонов указаны типы и данные об экологии и распространении.
Ключевые слова: система, *Boraginaceae*, *Eritrichieae*, *Eritrichium*, ценобий, эрем, цикатрикс.

Род *Eritrichium* Schrad. (незабудочник) со времени описания (Schrader, 1820) понимался авторами по-разному. Его объем был значительно расширен в работе A. P. de Candolle (1846). Только 2 секции, приведенные в ней — *Eueritrichium* A. DC. и *Coloboma* DC. с 16 видами, относят сейчас к роду *Eritrichium*, виды остальных 6 секций выделены в отдельные роды: *Mertensia* Roth, *Trigonotis* Stev., *Amblynotus* Johnst., *Cryptantha* Lehm., *Allocarya* Greene. A. Brand (1931) описал еще 1 секц. *Microulastrum* Brand рода *Eritrichium* с видами, которые включают теперь в род *Microula* Benth. Остальные известные к тому времени виды он включил в секц. *Eueritrichium* Brand. Кроме того, 2 вида незабудочников — *E. pamiricum* B. Fedtsch. и *E. nipponicum* Makino — он относил к азиатской секц. *Eritrichiastrum* Brand рода *Hackelia* Opiz вместе с *H. meeboldii* Brand и *H. minima* Brand. Последний вид сейчас сведен в синонимы к *Actinocarya tibetana* Benth.

Система М. Г. Попова (1953), принятая во «Флоре СССР», включает 30 видов, 12 из которых описаны им впервые. Кроме 2 секций из работы Декандоля, Попов привел выделенную им секц. *Pseudohackelia* M. Pop., виды которой он считал близкими к роду *Hackelia*. Секц. *Coloboma* Попов разделил на 2 ряда — *Rupestria* M. Pop. и *Pectinata* M. Pop., секц. *Pseudohackelia* — на 3 ряда: *Albiflora* M. Pop., *Himalaica* M. Pop. и *Coerulea* M. Pop.

За последние 50 лет накопились новые данные по морфологии, палинологии, хемотаксономии и кариологии незабудочников (Аветисян, 1956; Старченко, 1985; Числа..., 1990; Ning, Xi, Zhand, 1993). Описан ряд новых видов из Северной Азии и Китая (Сергиевская, 1964; Малышев, 1965; Хохряков, Юрцев, 1975; Петровский, 1980; Wang, Lian, Wang, 1980; Wang, 1986, и др.). Это привело к необходимости ревизии видов рода *Eritrichium*.

В 1980-е годы появилась система китайских видов рода *Eritrichium*, изложенная во «Flora Reipublicae popularis Sinicae» (Lian, Wang, 1989). В ней 40 видов разделены на 2 подрода: *Eritrichium* и *Hackelia* (Opiz) Lian et J. Q. Wang, 4 секции и 6 рядов, в том числе 2 ряда новые: *Qing-Zangnica* Lian et J. Q. Wang и *Deflexa* Lian et

J. Q. Wang. В род *Eritrichium* включены все китайские виды рода *Hackelia*, который принят в ранге подрода.

В последние годы вышла содержательная, отлично иллюстрированная сводка бурачниковых Китая во «Flora of China» (Ge-ling, Riedl, Kamelin, 1995; Quan, Shuqin, 1999), которая пополнила сведения о незабудочниках горных систем Центральной и Восточной Азии и облегчила построение системы. Сводка включает 39 видов рода *Eritrichium*, но без внутриродовых подразделений. Из них 3 вида — *E. echinocaryum* (Johnst.) Lian et J. Q. Wang, *E. thymifolium* (DC.) Lian et J. Q. Wang и *E. sessilifructium* Lian et J. Q. Wang, по моему мнению, отнесены к этому роду ошибочно. Это однолетние, мезофильные растения с более длинной, чем у незабудочников, трубкой венчика, метельчатым соцветием с редкими цветками и без прилистников. По совокупности признаков они принадлежат к роду *Hackelia*.

При изучении видов рода *Eritrichium*, встречающихся в Северной Азии, подвергнуты тщательной ревизии гербарные материалы, хранящиеся в Гербариях Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE, г. С.-Петербург), Главного ботанического сада РАН и Московского госуниверситета (МНА и MW, г. Москва), Томского госуниверситета (ТК, г. Томск), Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS, NSK, г. Новосибирск), Алтайского госуниверситета (SSBG, г. Барнаул). Проведены наблюдения за растениями в природе в Новосибирской и Читинской областях, Горном Алтае. Изучен типовой материал, проанализированы литературные источники. В результате установлены новые виды из Тувы, Алтая, Якутии и Среднесибирского плоскогорья (Овчинникова, 1997, 1999, 2001).

По нашим данным, в Северной Азии произрастает 35 видов, в Центральной и Восточной Азии — 36, в Европе и на Кавказе — 4, в Северной Америке — 7 видов. Выделяются несколько очагов наибольшего разнообразия. В северо-восточной Азии произрастают 13 видов, в горах вокруг Байкала — 7, на Алтае и прилегающих горах — 7, в Припамирье и Джунгарии — 14, в Гималаях и Тибете — 21 вид.

Диагностическими признаками рода *Eritrichium* традиционно считались жизненная форма растения, форма и опушение листовой пластинки и признаки плодов. Плод бурачниковых называется ценобием. Этот термин был предложен для обозначения плода губоцветных и бурачниковых P. F. Brisseau-Mirbel в 1815 г. (Каден, Закалюкина, 1965). Плод не является ни дробным, ни распадающимся, а опадающие его части не представляют собой орешки. Ценобием называется плод, образующийся из димерного синкарпного гинецея с ложночетырехгнездной завязью, в которой 4 односеменных эрема образуются путем выпячивания и отделяются при созревании вместе с семенем с боковых сторон каждого плодолистика. На брюшной стороне эрема имеется рубчик или цикатрикс на месте его прикрепления к плоду (карпобазису) (Смирнова, Каден, 1977).

Эремы незабудочников зеленые или синеватые, при созревании серые или коричневые, кубарчатые, т. е. с высокими боками (1—1.5 мм выс.), поднимающимися от брюшной стороны к спинной площадке или диску, или же менее высокие (0.6—1 мм выс.), плосковатые, дорсивентрально сжатые. На брюшной стороне в середине имеется мелкий 0.3—0.8 мм дл. цикатрикс округлой, яйцевидной или трапециевидной формы. Спинная площадка эремов плоская, яйцевидная, 1.6—3 мм дл. и 1—1.5(2.0) мм шир., по краю усаженная одним рядом шипиков (0.5—1.9 мм дл.), иногда сливающихся своими основаниями в зубчатое узкое крыло. Редко шипиков по краю нет. Шипики могут быть прямостоячими, загнутыми на диск или отогнутыми наружу, неякорными или заканчиваться якорной головкой. Поверхность шипиков гладкая, шероховатая от волосков или гребенчатая — по краям с острыми зубчиками (рис. 1). Дополнительными диагностическими признаками могут считаться длина и форма соцветия (сжатое, почти щитковидное или расставленное), длина и расположение плодоножек (поникающие, дуговидные или прямостоячие) и окраска венчика от белой до голубой, реже — пурпурной (только у гималайских растений).

Итогом проведенной ревизии служит разработанная автором система рода, включающая 75 видов, 2 подрода, 6 секций, 2 подсеции и 11 рядов.

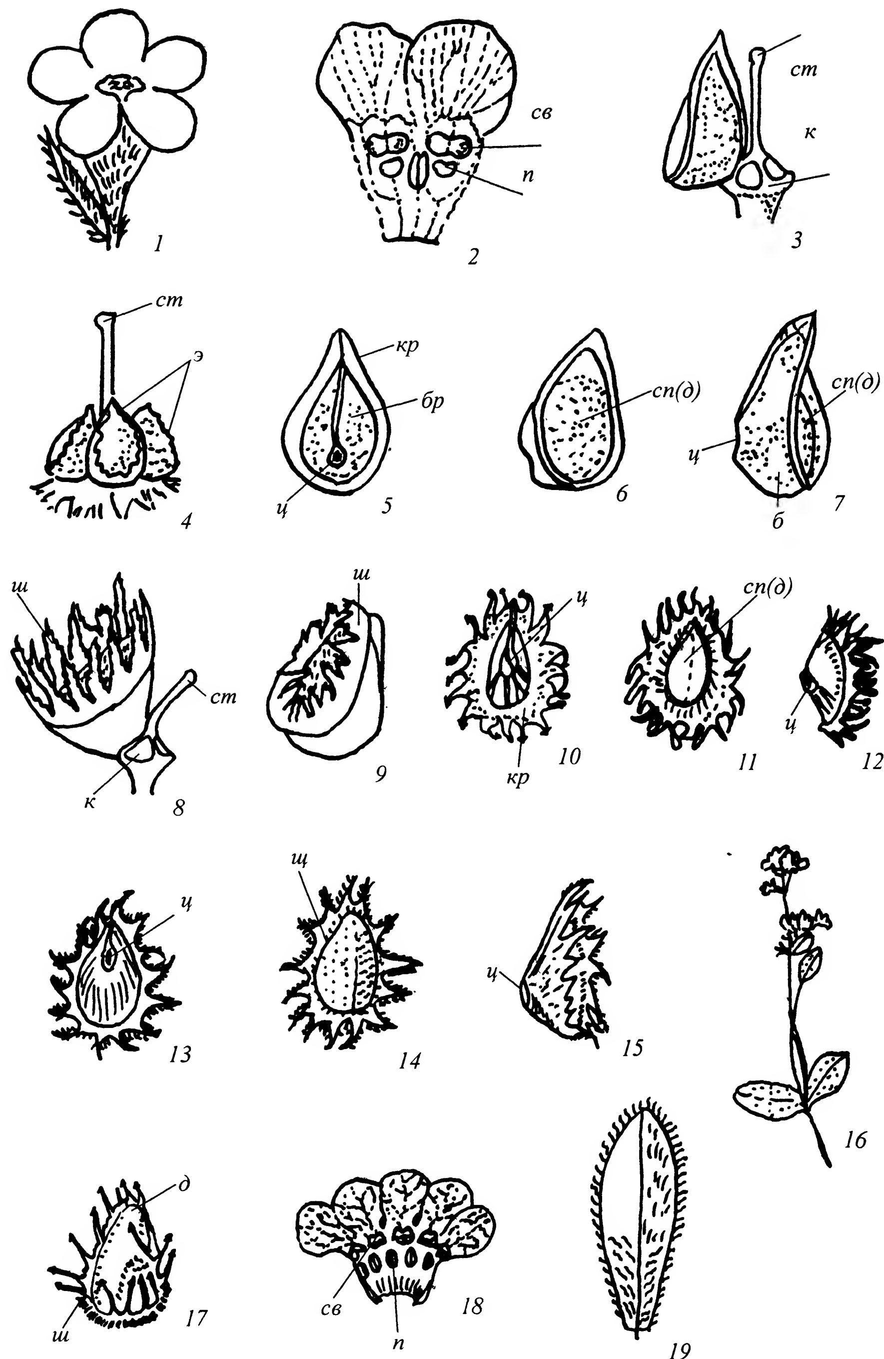


Рис. 1. Морфологические признаки цветка и плода в роде *Eritrichium*.

1 — цветок; *2* — венчик в разрезе (подрод *Eritrichium*); *3* — карпобазис с 1 эремом; *4* — ценобий; *5—7* — кубарчатый эрем с узким крылом или каймой (секц. *Eritrichium*); *8* — эрем с гребенчатыми прямостоячими шипиками; *9* — эрем с гребенчатыми загнутыми на диск шипиками; *10—12* — дорсивентрально сжатый эрем с шипиками, сросшимися в крыло (секц. *Tibetana*); *13—15* — эрем с отогнутыми наружу шероховатыми шипиками (секц. *Discoloria*); *16* — соцветие рыхлый «полузонтик» у *E. pseudolatifolium* (секц. *Pseudohackelia*); *17* — эрем с гладкими якорными шипиками; *18* — венчик в разрезе (подрод *Pseudohackelia*); *19* — листовая пластинка. *б* — боковая сторона эрема, *бр* — брюшная сторона эрема, *к* — карпобазис, *кр* — крыло, *п* — пыльник, *св* — сводик, *спд* — спинка эрема или диск, *ст* — столбик, *ц* — цикатрикс, *ш* — шипик, *э* — эрем.

Eritrichium Schrad., 1820, Comment. Getting. 4 : 186; Gaudin, 1828, Fl. Helv. 2 : 4; DC., 1846, Prodr. 10 : 122, p. p.; Guerke, 1895, in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4, 3a : 107 (excl. sect. *Amblynotus* DC.); Brand, 1931, in Engler, Pflanzenr. IV, 252 : 187, p. p.; М. Поп., 1953, во Фл. СССР 19 : 482; Старченко, 1985, Бурачниковые сов. Дальн. Вост.: 55; Lian et J. Q. Wang, 1989, in Fl. Reip. Pop. Sin. 64, 2 : 116, p. p.; Ge-ling, Riedl a. Kamelin, 1995, in Fl. China 16 : 378, p. max. p.

Тип: *E. nanum* (All.) Schrad.

Subgen. 1. *Eritrichium.* — Lian et J. Q. Wang, 1980, in W. T. Wang et al., Bull. Bot. Lab. N. E. Forest Inst. Harbin 9 : 47.

Эремы с высокими боками, кубарчатые. Шипики эремов неякорные.

Тип: тип рода.

Sect. 1. *Eritrichium.* — Доброчаева, 1978, Новости сист. высш. и низш. раст. 1977 : 193; Петровский, 1980, в Аркт. фл. СССР 8 : 240; Старченко, 1985, Бурачниковые сов. Дальн. Вост.: 57; Lian et J. Q. Wang, 1989, in Fl. Reip. Pop. Sin. 64, 2 : 151. — Sect. *Eueritrichium* A. DC., 1846, in DC., Prodr. 10 : 124; М. Поп., 1953, во Фл. СССР 19 : 513; H. Riedl, 1967, in Rech. f., Fl. Iran. 48 : 63. — Sect. *Eueritrichium* Brand, 1931, in Engler, Pflanzenr. IV, 252 : 188, p. p.

Листья линейно-продолговатые или яйцевидные, короткие и широкие (3—10 мм дл., 2—5 мм шир.), покрытые, как и стебли, длинными отстоящими волосками, мягкомохнатые или шерстисто-мохнатые. Кисти при плодах короткие; плодоножки короткие. Венчики ярко-голубые. Эремы с высокими боками и косо срезанной спинной площадкой, окруженной гребенчатыми шипиками или узкой каймой.

Тип: тип рода.

В секцию входят многолетние рыхлодерновинные или подушковидные низкие аркто-альпийские травы, распространенные в Европе, Азии и Сев. Америке.

Ser. 1. *Eritrichium.*

Растения образуют рыхлые дерновинки. Листья ланцетовидные или продолговатые, негусто опушенные длинными (до 2 мм) мягкими волосками. Эремы с узкой каймой по краю или с шероховатыми шипиками, загнутыми на диск или оттопыренными. 2n = 24, 44—46, 48.

Тип: тип рода.

Виды: 1. *E. nanum* (All.) Schrad., 2. *E. jankae* Simon., 3. *E. villosum* (Ledeb.) Bunge, 4. *E. pulvinatum* (Petrovsky) Ovczinnikova, 5. *E. caucasicum* (Albov) Grossh., 6. *E. tianschanicum Iljin ex Ovczinnikova.*

E. tianschanicum Iljin ex Ovczinnikova sp. nov. — *E. tianschanicum* Iljin ex M. Pop., 1953, во Флора СССР 19 : 518, табл. XXV, 2, descr. ross. — Ab *E. villosum* pubescentia apprime densa, lamina foliorum acuta et corolla alba differt. Typus: Kirghizia, Jug. Alexandri, pratum in ripa fluminis Kenkol, regio alpina, declive lapidosum, inferius limites nivis, 19 VII 1903, N 189, M. M. Iljin (LE). Отличается от *E. villosum* очень густым опушением, заостренной формой листовой пластинки и белым венчиком. Тип: Киргизия, Александровский хр., луг по берегу р. Кенкол, альпийская зона, каменистый склон ниже снегов, 19 VII 1930, № 189, М. М. Ильин (LE).

Виды встречаются в тундрах и высокогорьях на увлажненных суглинках и мелкоземе. *E. nanum* и *E. jankae* — эндемики Карпат (Lechner-Pock, 1956), *E. caucasicum* — эндемик Кавказа, *E. pulvinatum* произрастает только в арктических районах Восточной Европы и Северной Азии, *E. villosum* — аркто-альпийский вид севера Восточной Европы и арктических районов и гор всей Северной Азии. Очень близкий вид — *E. tianschanicum*, распространен в горах Тянь-Шаня и Памиро-Алая. Вполне вероятно, что белоцветковые формы *E. villosum* из западных районов Китая принадлежат этому виду.

Ser. 2. Aretioidea Ovczinnikova ser. nov. — Plantae caespitulos densos vel pulvinulos formantes. Folia acutato-lanceolata, parva, pilis longis mollibus dense pubescentia. Eremi aculeolis longis, glabris, sursum vergentibus. 2n = 48.

Typus: *E. aretioides* (Cham.) DC.

Растения образуют густые дерновинки или подушечки. Листья заостренно-ланцетовидные, мелкие, густо опушенные длинными жестковатыми волосками. Эремы с длинными голыми, вверх торчащими шипиками. 2n = 48.

Тип: *E aretioides* (Cham.) DC.

Виды: 7. *E. aretioides* (Cham.) DC., 8. *E. chamissonis* DC., 9. *E. elongatum* (Rydb.) Wight, 10. *E. argenteum* Wight, 11. *E. howardii* (A. Gray) Rydb.

Виды *E. aretioides* и *E. chamissonis* встречаются в пятнистых и дриадовых эутрофных тундрах только на Чукотке и Аляске. Остальные виды приурочены к альпийскому поясу гор бореальной зоны Северной Америки и встречаются в США — штатах Орегон, Айдахо, Монтана, Вайоминг и Колорадо (Wight, 1902; Abrams, 1967; Cronquist, 1984).

Ser. 3. Columnaria Ovczinnikova ser. nov. — Plantae pulvinulos formantes. Pulvinuli e caulibus columnaribus longis appropinquatis compositi, caudex polycephalus unicus habeunt; caules foliis dense obsiti. Flora oblonga, minutissima, pilis longis pubescentia. Pedunculi uniflori. Eremi aculeolis longis, scabris. 2n = 20.

Typus: *E. tschuktschorum* Jurtz. et Petrovsky.

Растения образуют подушечки, состоящие из длинных, сближенных колонковидных побегов, густо усаженных листьями и имеющих один многоглавый каудекс. Листья продолговатые, очень мелкие, опушенные жесткими длинными волосками. Цветоносы одноцветковые. Эремы с длинными шероховатыми шипиками. 2n = 20.

Тип: *E. tschuktschorum* Jurtz. et Petrovsky.

Виды: 12. *E. tschuktschorum* Jurtz. et Petrovsky.

Эндемичный вид Чукотского п-ова, встречающийся на сухих щебнистых склонах и осыпях.

Sect. 2. *Colobomа* DC., 1846, Prodr. 10 : 125; М. Поп., 1953, во Фл. СССР 19 : 501; Гавриленко и Старченко, 1980, Бот. журн. 65, 10 : 1422; Доброчаева, 1981, во Фл. Европ. части СССР 5 : 170; Старченко, 1985, Бурачниковые сов. Дальн. Вост.: 57; Lian et J. Q. Wang, 1989, in Fl. Reip. Pop. Sin. 64, 2 : 148, excl. ser. *Himalaica* (M. Pop.) Lian et J. Q. Wang.

Листья нитевидные, линейные или линейно-ланцетные, опушенные прижатыми или отстоящими жесткими, или шелковистыми волосками. Венчики голубые или синие. Эремы кубарчатые, с высокими боками, с плоской спинной площадкой, по краю которой обычно расположены прямостоячие или загнутые на диск неякорные гребенчатые шипики, реже эремы гладкие, без шипиков; очень редко шипики с мелкой якорной головкой.

Лектотип (Овчинникова, hoc loco): *E. pectinatum* (Pall.) DC.

Subsect. 1. Sibirica Ovczinnikova subsect. nov. — Eremi laeves, sine aculeolis vel margine areolae dorsalis aculeolis erectis vel declinatis. Pedicelli longi, 1—2 cm lg. Inflorescentia multiflora, fructificatione elongata usque ad 5—15 cm lg.

Typus: *E. pectinatum* (Pall.) DC.

Эремы гладкие без шипиков или по краю спинной площадки с прямостоячими или отогнутыми наружу шипиками. Цветоножки длинные, 1—2 см дл. Соцветие многоцветковое, при плодах удлиняющееся до 5—15 см.

Тип: *E. pectinatum* (Pall.) DC.

Ser. 1. *Rupestria* M. Pop. 1953, в Списке раст. Герб. фл. СССР 12 : 59, in adnot.; id., 1953, во Фл. СССР 19 : 501, p. p.; Овчинникова, 1999, Turczaninowia 2, 4 : 11.

Густодерновинные растения с укороченными толстыми ветвями каудекса. Листья линейные, узколинейные или лопатчатые, густо опушенные серыми жесткими прижатыми волосками. Эремы с короткими шипиками или без них.

Лектотип (Овчинникова, hoc loco): *E. jenisseense* Turcz. ex A. DC.

Виды: 13. *E. jenisseense* Turcz. ex DC., 14. *E. tuvinense* M. Pop., 15. *E. altaicum* M. Pop., 16. *E. subrupestre* M. Pop., 17. *E. kamelinii* Ovczinnikova.

Все виды распространены в пределах Алтае-Саянской горной области на каменистых степных склонах и в опустыненных степях (Овчинникова, 1999).

Ser. 2. Pectinata M. Pop. ex Ovczinnikova ser. nov. — Sect. *Coloboma* DC. ser. *Pectinata* M. Pop. 1953, во Фл. СССР 19 : 507, descr. ross.; Доброчаева, 1978, Новости сист. высш. и низш. раст. 1977 : 193, nom. inval. p. p.; Lian, J. Q. Wang, 1989, Fl. Reip. Pop. Sin. 64, 2 : 149, nom. inval. Plantae laxe caespitosae; caudi rami elongatis. Folia linearia vel lanceolata, lata, ad 3—10 mm lt., pilis rectis appressis vel patentibus subsericeis sparce vel dense pubescentia. Eremi aculeolis longis, cristatis, rarius rudimentalibus.

Typus: *E. pectinatum* (Pall.) DC.

Рыхлодерновинные растения с удлиненными ветвями каудекса. Листья линейные или ланцетовидные, широкие, до 3—10 мм шир., редко или густо опушенные прямыми, прижатыми или отстоящими, несколько шелковистыми волосками. Эремы с длинными гребенчатыми шипиками, реже шипики зачаточные.

Тип: *E. pectinatum* (Pall.) DC.

Виды: 18. *E. pectinatum* (Pall.) DC., 19. *E. jacuticum* M. Pop., 20. *E. incanum* A. DC., 21. *E. sichotense* M. Pop., 22. *E. borealisinense* Kitagawa, 23. *E. pauciflorum* (Ledeb.) DC., 24. *E. mandshuricum* M. Pop.

Виды распространены очень широко, от 35 до 65° с. ш., на территории Северной Азии (Овчинникова, 1999, 2002) и в Юго-Восточной Азии (Ge-ling et al., 1995) и приурочены к скалам и степным каменистым склонам холмов и гор.

Ser. 3. *Sericeae* Ovczinnikova, 2001, Turczaninowia 4, 4 : 34.

Растения образуют дерновины, состоящие из более или менее длинных сближенных колонковидных побегов, густо усаженных листьями и имеющих один многоглавый стеблекорень-каудекс. Листья ланцетовидные, на нижней стороне без выдающейся жилки, опушенные двумя типами жестких волосков: короткими прямыми и длинными оттопыренными. Эремы гладкие, без шипиков или по краю спинной площадки с прямостоячими или отогнутыми наружу шипиками. 2n = 28.

Тип: *E. sericeum* DC.

Виды: 25. *E. sericeum* DC., 26. *E. baicalense* M. Pop. ex Ovczinnikova, 27. *E. arctisibiricum* (Petrovsky) A. Khokhr. 28. *E. uralense* Serg.: a. subsp. *uralense*, b. subsp. *krasheninnikovii* Knjasev et Balandin, 29. *E. caespitosum* Ovczinnikova, 30. *E. karavaevii* Ovczinnikova, 31. *E. putoranicum* Ovczinnikova, 32. *E. splendens* Kearney.

Все виды этого ряда произрастают в ксерофитных и криоксерофитных сообществах, на субстратах, характеризующихся недостатком влаги и высокими концентрациями извести в почвенном растворе и занимают обширную территорию Северной Азии и Аляски (Овчинникова, 2001).

Subsect. 2. Orientalia Ovczinnikova subsect. nov. — Eremi aculeolis brevibus, versus areolam dorsalem flexi vel aculeolis longioribus, scabris finibus glochidiatis minutissimis. Pedicelli brevissimi, 2—6 (10) mm lg. Inflorescentia parviflora, compacta, 3—7 cm lg.

Typus: *E. kamtschaticum* Kom.

Эремы с короткими, загнутыми на спинку, шипиками или с более длинными острошероховатыми шипиками с якорными окончаниями. Цветоножки очень короткие 2—6(10) мм дл. Соцветие малоцветковое, компактное, 3—7 см дл.

Тип: *E. kamtschaticum* Kom.

Ser. 1. Altimontana Ovczinnikova ser. nov. — Plantae caespitulos densos formantes. Rami caudicis appropinquati, compressi, ob residua petiolorum foliorum emortuorum incrassati. Folia lineari-oblonga, apice spathulata, subtus nervo prominente, villosa, pilibus



Рис. 2. Североазиатские эндемичные виды рода *Eritrichium*.

1 — *E. pulviniforme*, *2* — *E. sajanense*, *3* — *E. baicalense*, *4* — *E. ochotense*, *5* — *E. aldanense*. *а* — общий вид, *б* — эрем.

rigidis, longis, flexuosis, sericeis et squarrosis tecta. Pedicelli brevissimi. Eremi aculeolis brevibus, versus areolam dorsalem flexis. 2n = 24.

Typus: *E. kamtschaticum* Kom.

Растения, образующие густые дерновинки. Ветви каудекса сближенные, сжатые, утолщенные из-за остатков черешков отмерших листьев. Листья линейно-продолговатые, в верхней части лопатчатые, на нижней стороне с выдающимся нервом, мохнато опушенные длинными извилистыми шелковистыми и оттопыренными жесткими волосками. Эремы с короткими, загнутыми на спинку шипиками. 2n = 24.

Тип: *E. kamtschaticum* Kom.

Виды: 33. *E. kamtschaticum* Kom., 34. *E. pulviniforme* M. Pop., 35. *E. sajanense* (Malysch.) Sipl., 36. *E. alpinum* Ovczinnikova, 37. *E. ochotense* Jurtz. et A. Khokhr., 38. *E. aldanense* Ovczinnikova (рис. 2).

Все виды являются эндемиками Северной Азии и распространены от Алтая до Камчатки в сухих тундрах и на скалах альпийского пояса гор. Современное понимание видов этого ряда и их взаимоотношения рассматривались ранее (Овчинникова, 1999, 2002).

Ser. 2. Coerulea M. Pop. ex Ovczinnikova ser. nov. — E. sect. *Pseudohackelia* M. Pop. ser. *Coerulea* M. Pop., 1953, во Фл. СССР 19 : 499, descr. ross. — *Hackelia* sect. *Eritrichiastrum* Brand, 1925, Feddes Repert. 22 : 104, p. min. p.; id. 1931, in Engler, Pflanzenr. IV, 252 : 188, p. p. — Plantae caespitulos laxos formantes. Folia lineari-lanceolata vel spathulata, pilis sursum vergentibus, patentibus, rigidis, non densis pubescentia. Eremi aculeolis longis, sparsis, sursum vergentibus, margine denticulis acutis, apice capitulis glochidiatis adnati.

Typus: *E. nipponicum* Makino.

Растения, образующие рыхлые дерновинки. Листья линейно-ланцетные или лопатчатые, негусто опушенные вверх направленными оттопыренными жесткими волосками. Эремы с длинными редкими, вверх направленными шипиками, по краям с острыми зубчиками, на верхушке с якорной головкой.

Тип: *E. nipponicum* Makino.

Виды: 39. *E. nipponicum* Makino, 40. *E. sachalinense* M. Pop.

Распространены на островах Японской дуги.

A. Brand (1931) включал *E. nipponicum* в секцию *Eritrichiastrum* рода *Hackelia*. М. Г. Попов (1953) отнес виды этого ряда к среднеазиатско-гималайской секции *Pseudohackelia* M. Pop. рода *Eritrichium* по наличию якорной головки на шипиках. Однако сравнительной анализ нафтохинонов, проведенный В. М. Старченко (1985), ясно указывает на отсутствие родственных отношений между видом *E. sachalinense* и родом *Hackelia*. По содержанию хиноидных пигментов (G и C) *E. sachalinense* выделяется среди других видов незабудочников, но ближе всего стоит к видам секции *Colobomа*, содержащих пигменты A, B, C, G. По строению пыльцевых зерен *E. sachalinense* также сходен с видами секции *Colobomа*, а не с видами рода *Hackelia* (Аветисян, 1956). Он имеет бороздно-оровые пыльцевые зерна с 6 орами, расположенными по 3 по обеим сторонам экватора. Подобное строение пыльцевых зерен имеют виды *E. jacuticum*, *E. jenisseense*, *E. kamtschaticum*, *E. incanum*. У видов рода *Hackelia* и представителей секц. *Pseudohackelia* (в понимании Попова) пыльцевые зерна бороздно-оровые, с 3 орами, расположенными одна в одной половине, две — в другой половине зерна.

Subgen. 2. Pseudohackelia (M. Pop.) Ovczinnikova comb. et stat. nov. — *E.* sect. *Pseudohackelia* M. Pop., 1953, Фл. СССР 19 : 707, 489, p. p., excl. ser. *Coerulea* M. Pop.

Эремы дорсивентрально сжатые, плосковатые, не кубарчатые. Шипики эремов якорные.

Лектотип (Овчинникова, hoc loco): *E. latifolium* Kar. et Kir.

Sect. 1. *Pseudohackelia* M. Pop., 1953, во Фл. СССР 19 : 707, 489, p. p., excl. ser. *Coerulea* M. Pop. et ser. *Himalaica* M. Pop. — *E.* sect. *Eritrichiastrum* Brand ser. *Albiflora* (M. Pop.) Lian et J. Q. Wang, 1980, in W. T. Wang et al., Bull. Bot. Lab. N. E. Forest Inst., Harbin 9 : 34, comb. error.

Листья ланцетно- или продолговато-лопатчатые, широкие, плоские, нежной теневой консистенции, суженные в длинный черешок, рассеянно коротко и отстояще пушисто-щетинистые. Соцветия зонтиковидные, при плодах разреженные до 10 см дл. Плодоножки длинные (до 2 см) нитевидные, поникающие. Венчики белые. Эремы плоские с низкими боками, шероховато-пушистые. Шипики простертые, основаниями соприкасающиеся, длинные.

Лектотип (Овчинникова, hoc loco): *E. latifolium* Kar. et Kir.

Ser. 1. *Albiflora* M. Pop., 1953, во Фл. СССР 19 : 707, 489; Кудабаева, 1979, в Изв. АН КазССР, сер. биол. 1 : 8.

Растения, образующие густые или рыхловатые дерновинки. Листья ланцетные или продолговатые; негусто опушенные отстоящими короткими волосками. Эремы с более или менее длинными отогнутыми в стороны шероховатыми шипиками, на верхушке с якорной головкой.

Лектотип (Овчинникова, hoc loco): *E. latifolium* Kar. et Kir.

Виды: 41. *E. latifolium* Kar. et Kir., 42. *E. relictum* Kudabaeva, 43. *E. pamiricum* B. Fedtsch., 44. *E. fetissovii* Regel, 45. *E. confertiflorum* W. T. Wang, 46. *E. deltodentum* Lian et J. Q. Wang, 47. *E. oligacanthum* Lian et J. Q. Wang, 48. *E. pendulifructum* Lian et J. Q. Wang, 49. *E. pseudolatifolium* M. Pop.

Растения высокогорных пустынь и нагорно-ксерофитных степей, обитают в трещинах скал, в ущельях, под скалами на высоте 2000—4000 м над ур. м. Распространены в Джунгарии, Тянь-Шане, Памиро-Алае, горах Афганистана (только *E. pamiricum*), на территории Средней Азии и в Синьцзян-Уйгурском автономном районе Китая (Ge-ling et al., 1995).

Виды этой секции близки среднеазиатскому эндемику *Tianschaniella umbellulifera* B. Fedtsch. ex M. Pop. (Попов, 1951).

Sect. 2. Himalaica (M. Pop.) Ovczinnikova comb. et stat. nov. — *E.* sect. *Pseudohackelia* M. Pop. ser. *Himalaica* M. Pop., 1953, во Фл. СССР 19 : 708, 495.

Листья линейно-продолговатые, узколинейные или почти нитевидные (3—5 см дл., 2—4 мм шир.), оттянутые в черешок, прижатоволосистые от прямых волосков. Завитки в цвету короткие, при плодах до 3 см дл. Плодоножки тонкие, в 2—4 раза длиннее чашечки, косо вверх стоящие. Венчики голубые. Эремы с высокими боками, с короткими, вверх стоящими шипиками.

Лектотип (Овчинникова, hoc loco): *E. canum* (Benth). Kitamura (=*E. strictum* Decne.).

Ser. 1. Pamiralaica Ovczinnikova ser. nov. — *E.* sect. *Pseudohackelia* ser. *Himalaica* M. Pop., 1953, во Фл. СССР 19 : 708, 495, p. p. — Plantae caespitulos haud magnios, densos formantes. Folia lineari-spathulata vel lineari-oblonga, pilis sericeis, griseis, appressis pubescentia. Fremi aculeolis brevibus (0.2 mm) glabris glochidiatis vel nullis. Cicatrix apud centrum partis ventralis disposita.

Typus: *E. subjacquemontii* M. Pop.

Растения образуют некрупные густые дерновинки. Листья линейно-лопатчатые или линейно-продолговатые, опушенные шелковистыми серыми прижатыми волосками. Эремы с короткими (0.2 мм) голыми якорными шипиками или их нет. Цикатрикс расположен ближе к середине брюшной стороны.

Тип: *E. subjacquemontii* M. Pop.

Виды: 50. *E. subjacquemontii* M. Pop., 51. *E. dubium* O. Fedtsch., 52. *E. pseudostrictum* M. Pop., 53. *E. turkestanicum* Franch., 54. *E. longifolium* Decne.

Все виды встречаются на скалах и осыпях в верхнем поясе гор на высоте 2700—3900 м над ур. м. в Памиро-Алае и Синьцзян-Уйгурском автономном районе Китая. М. Г. Попов (1953) относил эти виды к ряду *Himalaica* M. Pop., которому мы придаем ранг секции, а часть видов выделяем в самостоятельный ряд *Pamiralaica*.

Ser. 2. *Himalaica* M. Pop. 1953, во Фл. СССР 19 : 495, 708, p. p.; H. Riedl, 1967, in Rech., f. Fl. Iran. 48 : 64. — Sect. *Coloboma* DC. ser. *Himalaica* (M. Pop.) Lian et J. Q. Wang, 1980, in W. T. Wang et al., Bull. Bot. Lab. N. E. Forest Inst. Harbin 9 : 48, comb. error.

Растения дерновинные с деревянистыми ветвями каудекса. Листья узко-ланцетовидные, густо шелковисто опушенные. Эремы с гладкими или шероховатыми шипиками до 1 мм дл. Цикатрикс расположен ближе к основанию эрема. 2n = 24.

Лектотип (Овчинникова, hoc loco): *E. canum* (Benth.) Kitamura (=*E. strictum* Decne.).

Виды: 55. *E. canum* (Benth.) Kitamura (incl. *E. afghanicum* Rech. f.), 56. *E. spathulatum* (Benth.) C. B. Clarke, 57. *E. fruticulosum* Klotzsch., 58. *E. laxum* Johnst., 59. *E. kangdingense* W. T. Wang.

Виды этого ряда широко распространены на щебнистых склонах, песчаных берегах рек, в ледниковых долинах на высоте 2700—5600 м над ур. м. в Афганистане, Пакистане, Индии, Кашмире, Непале, Китае (Синьцзян-Уйгурский автономный район), Тибет, Цинхай, Юньнань и Сычуань (Geling et al., 1995).

Как показали палинологические исследования, 6-бороздно-3-оровые пыльцевые зерна *E. canum* по строению очень сходны с пыльцевыми зернами видов *Anoplocaryum compressum* (Turcz.) Ledeb., *Stephanocaryum olgae* (B. Fedtsch.) M. Pop. и видов рода *Microula* (Аветисян, 1956; Ning, Xi, Zhang, 1993), что говорит об их родственных связях и показывает ошибочность отнесения ряда *Himalaica* к секции *Colobota* (Lian, J. Q. Wang, 1989).

Sect. 3. Tibetana Ovczinnikova sect. nov. — *E.* sect. *Eritrichastrum* Brand ser. *Qing-Zagnica* Lian et J. Q. Wang, 1980, in W. T. Wang et al., Bull. Bot. Lab. N. E. Forest Inst. Harbin 9 : 39, p. min. p. — Folia anguste oblonga vel lanceolata (2—8 cm lg., 2—10 mm lt.), longe petiolata, apice rotundata, pilis appressis sparse pubescentia. Inflorescentia ramosa, ad 10 cm lg. Pedicelli longi (ad 13 mm). Corollae caeruleae. Eremi dorsiventrale compressi, laeves vel sparse pubescentes, dorso pauce carinati. Aculeoli ad marginem in alas latas connati vel liberi longi (1.9 mm).

Typus: *E. petiolare* W. T. Wang.

Листья узко-продолговатые или ланцетовидные (2—8 см дл., 2—10 мм шир.), с длинным черешком, наверху закругленные, рассеянно опушенные прижатыми волосками. Соцветие разветвленное, до 10 см дл. Плодоножки длинные (до 13 мм). Венчики голубые. Эремы дорсивентрально сжатые, гладкие или рассеянно опушенные, по спинке слабо килеватые. Шипики по краям сросшиеся в широкое крыло или длинные (1.9 мм), свободные.

Тип: *E. petiolare* W. T. Wang.

Виды: 60. *E. petiolare* W. T. Wang s. l., 61. *E. gracile* W. T. Wang, 62. *E. longipes* Lian et J. Q. Wang, 63. *E. medicarpum* Lian et J. Q. Wang, 64. *E. heterocarpum* Lian et J. Q. Wang, 65. *E. acicularum* Lian et J. Q. Wang.

Многостебельные одно-, многолетние травы, не образуют дерновин, приурочены к скалистым склонам, глубоким ущельям, расщелинам скал на высоте 2200—5100 м над ур. м. в Китае (провинции Тибет и Сычуань).

Палинологически изученный вид *E. acicularum* имеет 6-бороздно-оровые пыльцевые зерна с 6 орами на концах борозд по 3 в каждой половине зерна. Но оры в одной половине зерна более крупные, чем в другой. Подобное строение имеют пыльцевые зерна видов секции *Colobota* рода *Eritrichium* и *Amblynotus rupestris* (Pall. ex Georgi) M. Pop. ex Serg. (Аветисян, 1956; Ning, Xi, Zhang, 1993). Lian, J. Q. Wang (1989) относят *E. acicularum* к *E.* sect. *Eritrichiastrum* Brand ser. *Deflexa* Lian et J. Q. Wang вместе с видами рода *Hackelia*, что никак не согласуется с данными палиноморфологии.

Sect. 4. Discoloria Ovczinnikova sect. nov. — *E.* sect. *Eritrichastrum* Brand ser. *Qing-Zagnica* Lian et J. Q. Wang, 1980, in W. T. Wang et al., Bull. Bot. Lab. N. E. Forest Inst. Harbin 9 : 39, p. p., excl. typo. — Folia lanceolata (0.7—1.5 cm lg., 2—5 mm lt.), patentim albopilosa, apice acutiuscula. Inflorescentia pauciflora, axillaris, ramosa, 2—4 cm lg. Pedicelli breves, 2—6 mm lg., erecti. Corollae albae, caeruleae vel pallide purpureae. Eremi dorso puberuli, triangulari-ovati, convexiusculi. Aculeoli basin in alas angustes connati, margine scaberrimi vel ciliati.

Typus: *E. lasiocarpum* W. T. Wang.

Листья ланцетовидные (0.7—1.5 см дл., 2—5 мм шир.), оттопыренно беловолосистые, наверху островатые. Соцветие малоцветковое, пазушное, разветвленное,

2—4 см дл. Плодоножки короткие, 2—6 мм дл., прямые. Венчики белые, голубые или светло-пурпурные. Эремы по спинке коротко опушенные, треугольно-яйцевидные, слегка выпуклые, шипики в основании сливаются в узкое крыло. Края шипиков сильно шероховатые или реснитчатые.

Тип: *E. lasiocarpum* W. T. Wang.

Виды: 66. *E. lasiocarpum* W. T. Wang, 67. *E. tangkulaense* W. T. Wang, 68. *E. qofengense* Lian et J. Q. Wang, 69. *E. hummillimum* W. T. Wang, 70. *E. hemisphaericum* W. T. Wang, 71. *E. sinomicrocarpum* W. T. Wang, 72. *E. axillare* W. T. Wang, 73. *E. angustifolium* Lian et J. Q. Wang, 74. *E. pectinatociliatum* Lian et J. Q. Wang, 75. *E. deqinense* W. T. Wang.

Густодерновинные высокогорные травы скалистых склонов и расщелин скал, встречающиеся в Китае (Тибет, провинции Ганьсу, Сычуань и Юньнань) на высоте 3500—5700 м над ур. м.

Соцветие с пазушно расположенными цветками, пурпурная окраска венчика, слабое развитие сводиков или их полное отсутствие в трубке венчика связывают виды этой секции с видами рода *Microula* Benth. Более того, вид *E. hummillimum* имеет на спинной площадке эремов слабо выраженную апертуру или отверстие, характерное для всех видов *Microula*.

Секция *Discoloria* неоднородна по составу. Выделяются виды *E. angustifolium* и *E. pectinatociliatum*, имеющие овальную форму спинки эрема, реснитчатые шипики, эмергенцы внутри венчика — многоклеточные выросты, более короткую, чем у других видов, трубку венчика.

Как показал анализ морфологических, хемотаксономических и палиноморфологических признаков, виды североазиатских секций рода *Eritrichium* были связаны в своем развитии с родами *Hackelia* и *Amblynotus*, а виды среднеазиатских и пригималайских секций в основном с родами *Tianschaniella*, *Anoplocaryum*, *Stephanocaryum* и *Microula*.

Благодарности

Считаю своим долгом выразить благодарность Р. В. Камелину, Т. В. Егоровой и Т. Н. Поповой за ценные замечания при подготовке статьи к печати.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-48988).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян Е. М. Морфология микроспор бурачниковых // Тр. Бот. ин-та АН Арм. ССР. 1956. Т. 10. С. 7—66.

Каден Н. Н., Закалюкина Т. П. Морфология гинецея и плода бурачниковых и губоцветных // Вестн. МГУ. Сер. биол. 1965. Т. 6. № 3. С. 31—41.

Малышев Л. И. Род Незабудочник — *Eritrichium* Schrad. // Высокогорная флора Восточного Саяна. М.; Л., 1965. С. 205—206.

Овчинникова С. В. *Eritrichium* Schrader ex Gaudin — Незабудочник // Флора Сибири. Новосибирск, 1997. Т. 11. С. 144—150, 225—226, 259—262.

Овчинникова С. В. Новые и критические виды рода *Eritrichium* Schrader ex Gaudin (*Boraginaceae*) из Северной Азии // Turczaninowia. 1999. Вып. 2. № 4. С. 11—24.

Овчинникова С. В. О полиморфном виде *Eritrichium sericeum* s. l. (*Boraginaceae*) // Turczaninowia. 2001. Вып. 4. № 4. С. 23—36.

Овчинникова С. В. Род *Eritrichium* (*Boraginaceae* Juss.) в Якутии // Флора и растительность криолитозоны. Якутск, 2002.

Петровский В. В. Род *Eritrichium* Schrad. — Незабудочник // Арктическая флора СССР. Л., 1980. Вып. 8. С. 238—245.

Попов М. Г. Два новых рода из семейства Бурачниковых Средней Азии // Бот. матер. (Ленинград). М.; Л., 1951. Т. 14. С. 336—342.

Попов М. Г. Род Незабудочник — *Eritrichium* Schrad. // Флора СССР. М.; Л., 1953. Т. 19. С. 482—521, 707—712.

Сергиевская Л. П. *Eritrichium* Schrad. — Незабудочник // Флора Западной Сибири. Томск, 1964. Т. 12. Ч. 2. С. 3421—3423.

Смирнова С. А., Каден Н. Н. Применение цифрового политомического ключа для определения родов сорных бурачниковых СССР по плодам // Вестн. МГУ. Сер. биол. 1977. № 4. С. 30—37.
Старченко В. М. Бурачниковые (*Boraginaceae* G. Don) советского Дальнего Востока. Владивосток, 1985. 108 с.
Хохряков А. П., Юрцев Б. А. Новый вид *Eritrichium* из Колымского нагорья // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 4. С. 506.
Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: Семейства *Aceraceae—Menyanthaceae*. Л., 1990. 509 с.
Abrams L. Eritrichium Schrad. // Illustrated flora of the pacific states (Washington, Oregon and California): Stanford, California, 1967. Vol. 3. P. 557.
Brand A. Boraginaceae—Cryptantheae // Engler A. Das Pflanzenreich. Leipzig, 1931. Bd 4, 252. 236 S.
Candolle A. P. de. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Paris, 1846. Pt 10. P. 1—138.
Cronquist A. Eritrichium Schrader ex Gaudin // Intermountain flora: vascular plants of the Intermountain West, U. S. A. Bronx, New York, USA, 1984. Vol. 4. P. 222—223.
Ge-ling Z., Riedl H., Kamelin R. Eritrichium Schrad. // Flora of China. Beijing, 1995. Vol. 16. P. 378—390.
Lechner-Pock L. Eritrichium nanum (Amann) Schrader und seine Verwandten // Phyton. 1956. Vol. 6. Fasc. 3—4. S. 98—206.
Lian Y. S., Wang J. Q. Eritrichium Schrad. // Flora Reipublicae popularis Sinicae. Pekini, 1989. Vol. 64. N 2. P. 116—151.
Ning J., Xi Y., Zhang Y. A study on pollen morphology of *Microula* Benth. and allied genera (*Boraginaceae*) // Acta Phytotax. Sin., 1993. Vol. 31. N 4. P. 318—328.
Quan X., Shuqin C. Eritrichium Schrad. // Flora of China Illustrations. Beijing, St. Louis, 1999. Vol. 16. P. 338—346, 352.
Schrader H. A. De asperifoliis Linnei commentatio // Comment. Goetting Recent. 1820. Vol. 4. P. 186—211.
Wang W. T., Lian Y. S., Wang J. Q. New taxa of *Boraginaceae* from Xizang (Tibet) // Acta Phytotax. Sin. 1980. T. 18. N 4. P. 514—520.
Wang W. T. Notulae de Boraginaceis sinenbus (II) // Bull. Bot. Res. Harbin, 1986. Vol. 6. N 3. P. 92—95.
Wight W. F. The genus *Eritrichium* in North America // Bull. Torrey Bot. Club. 1902. Vol. 29. P. 407—414.

SUMMARY

The system of the genus *Eritrichium* is given. It includes 75 species. A subdivision into 2 subgenera is suggested; 2 new sections, 2 new subsections, 6 new series are described; new combinations are established. The types, data on ecology and distribution of all superspecies are presented.

УДК 582.572.2 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 7

© Г. Л. Кудряшова

РОД *NECTAROSCORDUM* (*ALLIACEAE*) ВО ФЛОРЕ КАВКАЗА

G. L. KUDRJASHOVA. THE GENUS *NECTAROSCORDUM* (*ALLIACEAE*) IN THE FLORA OF THE CAUCASUS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
Поступила 17.01.2003

Представлены результаты таксономического и географического изучения *Nectaroscordum tripedale* (*Alliaceae*) — единственного представителя рода *Nectaroscordum* на Кавказе и близких видов. Подтверждается видовая самостоятельность *N. dioscoridis* и делается вывод об отсутствии его на Кавказе.
Ключевые слова: *Nectaroscordum*, *Alliaceae*, таксономия, Кавказ.

В связи с подготовкой «Конспекта флоры Кавказа» мы провели таксономическое и географическое исследования сем. *Alliaceae*, представленного на Кавказе родами *Allium* L. (Кудряшова, 2001) и *Nectaroscordum* Lindl. Результаты проведенной работы представлены в соответствии с формой, принятой для «Конспекта флоры Кавказа» (Меницкий, 1991).

На Кавказе к роду *Nectaroscordum* относится вид, описанный из Армении в составе рода *Allium* — *A. tripedale* Trautv. (1873), приводившийся под таким названием до 1940 г. (Гроссгейм, 1940) и долгое время известный лишь из нескольких

местонахождений в Армении и Нахичеванской АР. В дальнейшем он был обнаружен в Дагестане (Львов, 1961, 1980, 1988; Раджи, 1981), а также в Юго-Западной Азии — Турции (Kit Tan, 1984), Иране, Ираке (Wendelbo, 1971, 1985; Persson, Wendelbo, 1979). В 1973 г. Л. И. Прилипко сообщил о находке в Азербайджане (Вост. Азербайджан, горная система Дибрар, хр. Аладаш) еще одного вида этого рода — *N. dioscoridis* (Sibth. et Smith) Stank., распространенного в Юго-Восточной Европе и Юго-Западной Азии.

Наше исследование было предпринято с целью уточнить видовой состав рода *Nectaroscordum* на Кавказе.

Род *Nectaroscordum* — один из наиболее интересных в сем. *Alliaceae* по морфологическим признакам и ареалу («древнее Средиземье Старого Света»: Камелин, 1973), был установлен в 1836 г. J. Lindley. Он выделил *Allium siculum* Ucria в особый монотипный род на основании признака, отличающего этот вид от остальных луков: сильно расширенные на конце цветоножки, образующие под цветком диск. Обособленность *N. siculum* (Ucria) Lindl. и описанного позднее в составе рода *Allium* близкого к нему вида *A. dioscoridis* Sibth. et Smith была признана последующими систематиками, принимавшими *Nectaroscordum* в различных рангах: рода (Boissier, 1882), секц. *Nectaroscordum* (Lindl.) Gren. et T. Godr. 1855 (Regel, 1875; Гроссгейм, 1928; Введенский, 1935) или подрода *Nectaroscordum* (Lindl.) Aschers. et Graebn. (Rouy, 1910; Traub, 1968) в составе рода *Allium*. В последнее время во Флорах и монографиях признается самостоятельность рода *Nectaroscordum* (Гроссгейм, 1940; Карягин, 1952; Zahariadi, 1966; Чешмеджиев, 1971, 1989; Wendelbo, 1971, 1979, 1985; Камелин, 1973; Stearn, 1978, 1980; Омельчук-Мякушко, 1979; Оганесян, Агабабян, 2001). В качестве отличий *Nectaroscordum* от *Allium* указывался уже не один признак — наличие диска под цветком, а целый ряд признаков, важнейшие из которых следующие: 1) килеватые листья, внутренний из которых почти доверху влагалищный и охватывает по длине почти весь стебель; 2) внутренние листочки околоцветника, суженные в ноготок; 3) наличие нескольких жилок на листочках околоцветника. Последнему признаку придавалось особое значение систематиками. Оказалось, что этот признак характеризует также один вид из рода *Allium* — *A. koelzii* (Wendelbo) K. Persson et Wendelbo, первоначально описанный в составе рода *Nectaroscordum* именно на основании этого признака (Wendelbo, 1966, 1971; Persson, Wendelbo, 1979).

Виды рода *Nectaroscordum* изучены кариологически (Чешмеджиев, 1971, 1989; Persson, Wendelbo, 1979; Погосян, 1997), анатомически (Оганезова, 1986; Чешмеджиев, Петкова, 1993) и палинологически (Косенко, Кудряшова, 1995). Но по признакам кариотипа, анатомическому строению семенной кожуры, плодовой оболочки, завязи, листьев, стеблей, корней и морфологии пыльцы они не занимают обособленного положения в очень разнообразном в кариологическом, анатомическом, палинологическом отношениях сем. *Alliaceae* (Persson, Wendelbo, 1979; Оганезова, 1986; Чешмеджиев, Петкова, 1993; Косенко, Кудряшова, 1995).

Относительно видового состава *Nectaroscordum* у систематиков нет единого мнения. Число видов принимается от 1—2 (Чешмеджиев, 1989) до 6 (Камелин, 1973; Омельчук-Мякушко, 1979; Оганесян, Агабабян, 2001). Статус, объем и номенклатура всех видов *Nectaroscordum* постоянно подвергались пересмотру европейскими авторами, особенно в работах W. Stearn (1955, 1978), на которых необходимо остановиться, так как в них идет речь о виде *N. dioscoridis*, приведенном для Кавказа. Stearn (1955, 1978, 1980) посчитал название *N. dioscoridis* (=*A. dioscoridis*) незаконным и отнес его в синонимы к *N. bulgaricum* Janka (Janka, 1873). Свое заключение Stearn сделал на основании того, что J. Sibthorp, нашедший этот вид, оставил краткое и не очень четкое описание растения, не сопроводив его рисунком и не оставив гербарного материала, а J. Smith опубликовал описание нового вида в 1806 г. (уже после смерти Sibthorp), сопроводив его лишь замечанием о недостатке материала и не дополнив новыми данными. Из этого Stearn делает вывод, что Sibthorp вообще не видел *A. dioscoridis*, а описание крупного лука с белыми цветками, по мнению Stearn,

относится к *A. nigrum* L. Предположению Stearn противоречат следующие обстоятельства: 1) описание *A. nigrum* приведено в том же обзоре (Sibthorp, Smith, 1806, а рисунок в 1823 г. во «Flora graeca») как хорошо известного им растения и помещено в списке не рядом с *A. dioscoridis*, а в другой группе луков. Поэтому нельзя говорить о том, что Sibthorp не различал эти растения и мог описать *A. nigrum* как новый вид под названием *A. dioscoridis*; 2) само описание этого вида не соответствует признакам *A. nigrum*, за исключением белой окраски лепестков. Описание *A. dioscoridis*, сделанное Sibthorp, более эмоциональное, чем других луков, явно показывает, что Sibthorp встретил необычно крупный лук («tri vel quadripolicares», что равно 130—140 см, а высота *A. nigrum* 60—100 см), с крупными цветками, которые он сравнил с таковыми у растения *Peganum harmala*, а не у других луков. Можно говорить лишь о том, что описание окраски лепестков не детализировано у Sibthorp и Smith: как нами выяснено, лепестки у *N. dioscoridis* в основном белые, но с варьирующими коричневатыми или желтоватыми оттенками, причем варьируют оттенки окраски как у разных растений, так и в течение развития цветков на одном растении. Нам кажется более вероятным, что Sibthorp не знал ближайшего к *A. dioscoridis* и даже трудно отличимого от него *A. siculum* Ucria, 1793, описанного с юга Италии и Франции и ставшего известным в культуре Англии в 1836 г. (годы жизни J. Sibthorp, 1758—1796). И именно поэтому Sibthorp сравнивал свой новый вид по форме цветков с *Peganum harmala*, а не с другими луками, среди которых ему не было известно похожего на *A. dioscoridis*. Доказательством того, что Sibthorp описывал именно *A. dioscoridis*, а не *A. nigrum*, служит также то, что местонахождение, указанное Sibthorp для его вида, процитировано во «Flora of Turkey» автором обработки рода *Nectaroscordum* Kit Tan (1984), хотя она и приняла для этого вида название *N. siculum* subsp. *bulgaricum* (Janka) Stearn, следуя Stearn (1978): «Mysia, Sibthorp (type of var. *dioscoridis*)». Утверждению Stearn, что Sibthorp под названием *A. dioscoridis* описал растения, относящиеся к *A. nigrum*, противоречит и то, что сам Stearn отнес название, данное Sibthorp и Smith, в синонимы не к *A. nigrum*, а к *N. bulgaricum* из родства *N. siculum*, объяснив это тем, что название *A. dioscoridis* после его опубликования ошибочно использовалось другими авторами именно для вида лука, ближайшего к *A. siculum* (Stearn, 1955).

Все вышесказанное приводит к выводу, что необоснованно приводить *N. dioscoridis* (=*A. dioscoridis*) в синонимах к *N. bulgaricum* (=*A. bulgaricum*) (Stearn, 1955) или к *N. siculum* subsp. *bulgaricum* (Janka) Stearn (Stearn, 1978, 1980; Persson, Wendelbo, 1979; Kit Tan, 1984). Относительно видовой самостоятельности *N. bulgaricum*, описанного как вид, близкий к *N. siculum* (Janka, 1873), у нас нет определенного мнения, так как мы не располагали достаточным материалом по этому виду.

Авторы ряда Флор и монографий приняли без сомнений *A. dioscoridis* с указаниями его местонахождений на Кипре (Poech, 1842) и в Малой Азии (Regel, 1875; Boissier, 1882), сравнивая его с *A. siculum* как ближайшим к нему видом. Э. Регель даже синонимизировал их под названием *A. dioscoridis*, а не приоритетным *A. siculum*, что, конечно, было явной ошибкой, и на это справедливо указано Stearn (1978). *A. dioscoridis* был приведен для юго-востока России, и в 1949 г. С. С. Станков, один из авторов «Определителя высших растений европейской части СССР», перенес его в род *Nectaroscordum*, сделав комбинацию *N. dioscoridis* (Sibth. et Smith) Stank.

Кавказский вид *N. tripedale* и его отношения с близкими видами рода *N. siculum* и *N. dioscoridis* трактовались по-разному в литературе, хотя Регель (Regel, 1875) сразу указал четкие различия между ними: *N. tripedale* (=*A. tripedale*) — «Sepalis exterioribus 5-nervis»; *N. dioscoridis* (=*A. dioscoridis*) — «Sepalis uninervis». Последующие авторы, однако, не считали эти признаки существенными, привлекая для различения этих видов другие, в том числе ненадежные признаки — опадающие или не опадающие листочки околоцветника (Введенский, 1935), или подвергали сомнению видовую самостоятельность *N. tripedale*. А. А. Гроссгейм (1940) написал в примечании к *N. tripedale*: «Сходство между *Nectaroscordum siculum* и *N. tripedale* так велико, что я затрудняюсь назвать какие-либо характерные отличия между ними; признак,

выдвинутый Регелем, — 3 нерва на листочках околоцветника у *N. siculum* и 5—7 нервов у *N. tripedale* — не постоянен и на большом материале смазывается. Но так как *N. tripedale* после очень большого перерыва встречается в совершенно иной флористической области, чем *N. siculum*, я считаю правильным не объединять их в один вид и рассматривать *N. tripedale* отдельно». Как сказано выше, в последнее время для Кавказа были приведены 2 вида: *N. tripedale* и *N. dioscoridis*. К сожалению, мы не видели гербарного материала, собранного Л. И. Прилипко в Азербайджане и послужившего ему основанием для сообщения о находке *N. dioscoridis*. В заметке не дается морфологического описания найденного вида; указана только высота растения (100—140 см) и представлен его детальный рисунок.

Изучение всего имеющегося в Ботаническом ин-те им. В. Л. Комарова (РАН) (LE) гербарного материала по видам *Nectaroscordum* позволило нам уточнить их диагностические признаки и сделать вывод о видовой принадлежности растения, найденного Л. И. Прилипко, а также установить родственные связи *N. tripedale* с другими видами рода. Мы убедились, что число жилок на лепестках — надежный систематический признак для видов *Nectaroscordum* и что большое значение имеет не только число жилок на лепестках, но и морфологические особенности самих жилок: их окраска, длина, степень их выраженности (т. е. насколько они утолщенные и выпуклые). Такие признаки, как величина диска, величина ноготка у внутренних листочков околоцветника, имеют вспомогательное значение, так как они проявляют большую изменчивость. У видов *N. siculum* и *N. dioscoridis* внутренние лепестки с одной, очень четко выраженной срединной жилкой, образующей с наружной стороны киль, что хорошо видно на многочисленных рисунках и фотографиях этих видов. У *N. tripedale* киль на наружной стороне лепестка не выражен, но боковые жилки, которые имеются на внутренних и наружных листочках околоцветника, очень явственные, имеют контрастную ярко-розовую, иногда зеленоватую окраску. Это хорошо видно на гербарных образцах и на рисунках (Гроссгейм, 1940; Wendelbo, 1971, 1985; Persson, Wendelbo, 1979). *N. tripedale* отличается от *N. dioscoridis* также более узким ноготком — 2—3 мм, а не 3—4 мм дл. и менее крупным диском. Именно эти признаки, характеризующие *N. tripedale*, очень хорошо видны на рисунке *N. dioscoridis*, представленном Л. И. Прилипко, поэтому найденное им растение с уверенностью можно отнести к *N. tripedale* и, следовательно, речь идет не о новом виде для флоры Кавказа, а о новом местонахождении на Кавказе *N. tripedale*, которое является частью его ареала в восточной части Кавказа, выявленного в результате флористических исследований П. Л. Львова (1961, 1980, 1988) и А. Раджи (1981).

Знакомство с видами *Nectaroscordum* позволило нам сделать вывод, что *N. tripedale* по морфологическим признакам ближе всего к эндемичному крымскому виду *N. meliophilum* (Juz.) Stank. Этот вид упоминался как самостоятельный под названием *A. meliophilum* Juz. (Stearn, 1955), но позднее был неоправданно синонимизирован с *N. dioscoridis* (=*N. siculum* subsp. *bulgaricum*) (Stearn, 1978, 1980) или рассматривался как форма — *N. dioscoridis* f. *meliophilum* (Juz.) Zahar. (Zahariadi, 1970). Т. Я. Омельчук (1979) в обработке *Nectaroscordum* во «Флоре европейской части СССР» подчеркнула четкие отличия *N. meliophilum* от *N. dioscoridis*: меньшие размеры диска, листочки околоцветника более тонкой консистенции, почти без киля; эти признаки характеризуют и *N. tripedale*. Крымский и кавказский виды различаются оттенками окраски листочков околоцветника: у *N. meliophilum* они белые, с желтовато-зеленоватым оттенком, тусклые; у *N. tripedale* — белые, с ярко-розовым оттенком, блестящие.

В заключение приводим уточненные номенклатурные цитаты *N. tripedale* и *N. dioscoridis* и сведения о географическом распространении этих видов.

1. *N. tripedale* (Trautv.) Grossh., 1940, Фл. Кавк., изд. 2, 2 : 110. — *Allium tripedale* Trautv. 1873, Тр. Петерб. бот. сада, 2 : 485; Boiss., 1882, Fl. Or. 5 : 284; Гроссг., 1928, Фл. Кавк. 1 : 200; Введ., 1935, во Фл. СССР 4 : 279. — *N. dioscoridis* auct. non Sibth. et Smith: Прилипко, 1973, Новости сист. высш. раст. 10 : 341.

Описан из Армении (Джермук).

Тип: «Thermas (Isti-su) Армения, N 212, Radde, Herb. Trautvetter» (LE!).

ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Дар.

Указан для ВК: Ман.-Самур. (Львов, 1961 : 1210, он же, 1980 : 574, он же, 1988 : 34; Раджи, 1981 : 30), Кубин. (Прилипко, 1973 : 341, sub *N. dioscoridis*); ЮЗ: Мегр.—Зан. (Габриэлян, 1989 : 156), Нах. (Гроссгейм, 1928 : 200, он же, 1940 : 110; он же, 1949 : 611; Карягин, 1952 : 134; Габриэлян, 1989 : 156).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран, Ирак).

2. *N. dioscoridis* (Sibth. et Smith) Stank., 1949. Опред. высш. раст. европ. части СССР: 910; Zahar., 1966, Fl. Rep. Soc. Roman. 11 : 268; Омельчук-Мякушко, 1979, во Фл. европ. части СССР 4 : 276. — *Allium dioscoridis* Sibth. et Smith, 1806, Fl. Graec. Prodr. 1 : 222. — *Nectaroscordum bulgaricum* auct. non Janka: Stearn, 1946, Herbertia, 11 : 33. — *Allium bulgaricum* auct. non (Janka) Prodan: Stearn, 1955, Curtis's Bot. Mag. 170, 4 : 257. — *Nectaroscordum siculum* subsp. *bulgaricum* auct. non (Janka) Stearn: Kit Tan, 1984, in Davis, Fl. Turk. 9 : 211.

Описан из Турции и Кипра: «In frutetis densis umbrosis Cariae, Mysiae et insulae Cypri».

Юго-Вост. Европа (Молдова); Юго-Зап. Азия (Турция).

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49788).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Введенский А. И. Род Лук — *Allium* L. // Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 112—280.

Габриэлян Э. Ц. Сем. Лилейные — *Liliaceae* — Красная книга Армянской ССР. Растения. Ереван, 1989. С. 145—164.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Тифлис, 1928. Т. 1. 296 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. 2-е изд. Баку, 1940. Т. 2. 284 с.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 747 с.

Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973. 356 с.

Карягин И. И. Род Нектароскордум — *Nectaroscordum* Lindl. // Флора Азербайджана. Баку, 1952. Т. 2. С. 132—134.

Косенко В. Н., Кудряшова Г. Л. Палиноморфология семейства *Alliaceae* // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 5—17.

Кудряшова Г. Л. Обзор видов рода *Allium* (*Alliaceae*) Кавказа // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 4. С. 119—132.

Львов П. Л. К нахождению *Nectaroscordum tripedale* (Trautv.) Grossh. в дельте р. Самура // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 8. С. 1210—1212.

Львов П. Л. Новое местонахождение *Nectaroscordum tripedale* (Trautv.) Grossh. // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 4. С. 573—576.

Львов П. Л. Нектароскордум трехфутовый — *Nectaroscordum tripedale* (Trautv.) Grossh. // Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. С. 34—35.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1531.

Оганезова Г. Морфолого-анатомические особенности плода и семени некоторых представителей подсемейства *Allioidea* (*Liliaceae*) в связи с систематикой и филогенией // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 3. С. 300—310.

Оганесян М. Э., Агабабян М. В. Род Нектароскордум — *Nectaroscordum* Lindl. // Флора Армении. Lichtenstein, 2001. Т. 10. С. 280—282.

Омельчук-Мякушко Т. Я. Род Нектароскордий — *Nectaroscordum* Lindl. // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 276.

Погосян А. М. Числа хромосом некоторых видов однодольных из Закавказья // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 6. С. 117—118.

Прилипко Л. И. Флористические находки в горах восточной части Большого Кавказа // Новости сист. высш. раст. Л., 1973. Т. 10. С. 341—345.

Раджи А. Д. Дикорастущие виды флоры Дагестана. Махачкала, 1981. 84 с.

Станков С. С., Талиев В. И. Определитель высших растений европейской части СССР. М., 1949. 1151 с.

Станков С. С., Талиев В. И. Определитель высших растений европейской части СССР. 2-е изд. М., 1957. 741 с.
Траутфеттер Э. Р. Stirpium novarum descriptiones // Тр. Петерб. бот. сада. 1873. Т. 2. С. 485—487.
Чешмеджиев И. В. Цитосистематическое исследование некоторых видов из родов *Allium* L. и *Nectaroscordum* Lindl. // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 11. С. 1644—1657.
Чешмеджиев И. В. Биосистематично проучване на представетелите от сем. *Alliaceae* J. G. Agardh (Лукови) в България. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Пловдив, 1989. 51 с.
Чешмеджиев И. В., Петкова А. Биолого-анатомична характеристика на *Nectaroscordum siculum* (Ucria) Lindley (сем. *Alliaceae* Agardh). Науч. Тр. ВСИ «В. Коларов». Пловдив, 1987. Т. 32. Кн. 4. С. 35—44.
Boissier E. Flora Orientalis. Genevae, etc., 1882. Vol. 5. 868 p.
Janka V. Plantarum novarum turcicarum breviarum // Österr. Bot. Zeitschr. 1873. Vol. 23. N 8. P. 241—245.
Lindley J. Nectaroscordum Lindl. // Edwards's Bot. Reg. London, 1836. Vol. 22. (N. S. 9). Tab. 1913.
Persson K., Wendelbo P. The taxonomic position of *Nectaroscordum koelzii* (*Liliaceae*) // Bot. Not. 1979. Vol. 132. P. 191—196.
Poech J. Enumeratio plantarum hucusque cognitarum insulae Cypri. Vindabonae, 1842. 42 p.
Regel E. Alliorum adhuc cognitorum monographia // Тр. Петерб. бот. сада. 1875. Т. 3. № 2. С. 3—256.
Rouy G. C. C. Flore de France. Paris, 1910. Vol. 12. 379 p.
Sibthorp J., Smith J. Flora Graeca prodromus: sive plantarum. Londini, 1806. Vol. 1. 313 p.
Sibthorp J., Smith J. Flora Graeca. Londini, 1823. Vol. 4. 88 p.
Stearn W. T. Allium bulgaricum (*Liliaceae*) // Curtis's Bot. Mag. 1955. Vol. 170. Pt 4. Tab. 257.
Stearn W. T. European species of *Allium* and allied genera of *Alliaceae*: a synonymic enumeration // An. Musei Goulandris. 1978. N 4. P. 83—198.
Stearn W. T. Nectaroscordum Lindl. // T. G. Tutin (ed.). Flora Europaea. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 69.
Tan Kit. Nectaroscordum Lindl. // P. H. Davis (ed.). Flora of Turkey and East Aegean Islands. Edinburgh, 1984. Vol. 9. P. 211—213.
Traub H. P. The subgenera, sections and subsections of *Allium* L. // Plant Life. 1968. P. 24—35.
Wendelbo P. New taxa and synonyms in *Allium* and *Nectaroscordum* of SW Asia // Acta Horti Gotoburg. 1966. Vol. 28. P. 15—55.
Wendelbo P. Nectaroscordum // R. H. Rechinger (ed.) Floral Iranica. Graz, 1971. N 76. S. 1—3.
Wendelbo P. Nectaroscordum Lindl. // C. C. Townsend a. E. Guest (eds). Flora of Iraq. Baghdad, 1985. Vol. 8. P. 177—179.
Zahariadi C. Genul *Nectaroscordum* Lindl. // T. Savulescu (ed.). Flora Republicii socialiste Romania. Bucuresti, 1966. T. 11. P. 268—269.
Zahariadi C. Validation of names of *Liliacea* // Taxon. 1970. Vol. 19. N 4. P. 650—651.

SUMMARY

The results are presented of a taxonomic and geographical study of *Nectaroscordum tripedale* (*Alliaceae*), the only member of the genus *Nectaroscordum* in the Caucasus, and related species. The status of a separate species is confirmed for *N. dioscoridis* and a conclusion is made of its lack in the Caucasus.

УДК 582.542.1 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 7

© Д. В. Чусовлянов

НОВЫЙ ВИД *FESTUCA* (*POACEAE*) С КУЗНЕЦКОГО АЛАТАУ

D. V. CZUSOVLJANOV. A NEW SPECIES OF *FESTUCA* (*POACEAE*) FROM KUZNETSKY ALATAU

Кузбасский ботанический сад
650025 Кемерово, ул. Рукавишникова, 21
Тел. (384-2) 28-72-89
E-mail: kuzbs@kemnet.ru
Поступила 27.12.2002

Приведено описание нового вида *Festuca kemerovensis* sp. nov. из предгорий Кузнецкого Алатау.
Ключевые слова: *Festuca*, новый вид, Кузнецкий Алатау.

Festuca kemerovensis Czus. sp. nov. Planta perennis, dense caespitosa. Vaginae foliorum innovationum a basi ad 1/5 usque integrae, glabrae. Laminae foliorum innovationum filiformes, virides, 20—25 cm lg., sectione transversa obovatae, 0.4—0.5 mm in diam., 5-nerves, extus glabre, solum in tertia parte superiore spinulis rarius tectae secus carinam, intus costis 1 carinali et haud 1—2 fere non excedentibus lateralibus, trichoma-

tibus sparsis 20—30 μm lg. adspersae. Sclerenchyma subepidermalis in fasciculis 3 (fig. 1). Culmi 50—60 cm alt., glabri. Panicula rara et compressa 5—6 cm lg., axi et ramulis scabris, pruina glauca tectis. Spiculae virides, pruina glauca, 5.5—6.5 mm lg. Lemmata 3.5—4.0 mm lg., aristae 1.6—2.0 mm lg. Paleae secus carinas usque ad 1/3 trichomatibus 30—40 μm lg. tectae. Antherae 2.0—2.2 mm lg. Ovarium glabrum.

Typus: Prov. Kemerovo, districtus Krapiviniensis, ripa sinistra fluminis Tomj, supra ostium fluminis Bungarap. Denutationes basalticae in valle, in terrassa. 27 VI 2001. O. Baryscheva (LE! cum isotypo!).

Affinitas. Nostra species ad *Festuca pseudosulcata* Drob. et *F. lenensis* Drob. proxima est. A haec speciebus, laminis foliorum 0.3—0.4 (sed non 0.45—0.8) mm in diam., intus 5-nerves (sed non (5) 7), extus in longitudine majore levibus (nec scabris et valde scabris); vaginis foliorum innovationum a basi ad 1/5 (nec 1/3 (apud *Festuca pseudosulcata*) et 1/2 (apud *F. lenensis* Drob.)) usque integris differt. Insuper a *F. lenensis* viridibus (nec fuscentibus) spiculis, a *Festuca pseudosulcata* spiculis, pruina glauca tectis differt.

Habitat in denutationibus basalticus secus ripas fluminis Tomj.

Растение многолетнее, плотнодерновинное. Влагалища листьев вегетативных побегов от основания на 1/5 высоты замкнутые, голые. Пластинки листьев вегетативных побегов нитевидные, зеленые, 20—25 см дл., на поперечном срезе обратнояйцевидные, 0.4—0.5 мм в диам., с 5 проводящими пучками, снаружи голые, лишь в верхней трети с редкими шипиками по килю, внутри с 1 килевым и нередко 1—2 почти не выступающими боковыми ребрами, покрытые редко расположенными трихомами 20—30 мкм дл. Склеренхима под эпидермой располагается в виде 3 тяжей (см. рисунок). Стебли 50—60 см выс., голые. Метелка редкая и сжатая 5—6 см дл., с шероховатыми осью и веточками, покрытыми сизым налетом. Колоски зеленые, с сизым налетом, 5.5—6.5 мм дл. Нижние цветковые чешуи 3.5—4 мм дл., ости 1.5—2 мм. Верхние цветковые чешуи по килям на 1/3 покрыты трихомами 30—40 мкм дл. Пыльники 2—2.5 мм дл. Завязь голая.

Тип: Кемеровская обл., Крапивинский р-н, левый берег р. Томь, выше устья р. Бунгарап. Обнажения базальтов в долине; на терраске, 27 VI 2001. О. В. Барышева (LE! вместе с изотипом!).

Родство. Наш вид наиболее близок к *Festuca pseudosulcata* Drob. и *F. lenensis* Drob., от которых, однако, отличается своеобразным габитусом, пластинками листьев 0.3—0.4 (а не 0.45—0.8) мм в диам., внутри с 5 (а не с (5)7) проводящими пучками, снаружи на большем протяжении гладкими (а не шероховатыми и сильно шероховатыми), влагалищами листьев вегетативных побегов, замкнутыми от основания на 1/5 (а не 1/3 (у *Festuca pseudosulcata*) и 1/2 (у *F. lenensis* Drob.)). Кроме того, от *F. lenensis* отличается зелеными (а не буроватыми) колосками, от *Festuca pseudosulcata* — колосками, покрытыми сизым налетом.

F. kemerovensis выступает в качестве доминанта немноговидовых (с *Koeleria delavignei*, *Saxifraga sibirica*) сообществ базальтовых обнажений по берегам р. Томи и, по-видимому, является эндемичным.

Новый вид близок также группе видов (*Festuca* aggr. *auriculata* (Цвелёв, 1976; Алексеев, 1983) и *Festuca* aggr. *kolymensis* (Алексеев, 1983)), расовое многообразие которой связано с Восточной Сибирью (для группы в целом характерно наличие 1 ребра на верхней стороне пластинки листа (редко присутствуют 2 почти не выступающих боковых)).

Можно отметить 2 весьма примечательные особенности этой группы родства. Именно в Восточной Сибири происходит наложение ареалов видов со значительной областью распространения: *Festuca auriculata* (циркумполярно), *Festuca lenensis* (Восточная Сибирь, Дальний Восток, Монголия, Китай, Сев. Америка), *Festuca kolymensis* (Восточная Сибирь (бассейны верхнего течения рек Лены, Колымы, Яны и Индигирки)), *Festuca pseudosulcata* (Восточная Сибирь (юг; верхнее и среднее течение р. Лены), Монголия). Далее, на южном и юго-западном пределе своего



Пластинки листьев вегетативных побегов *Festuca kemerovensis* на поперечном срезе.
а — тип; *б*, *в* — изотип. Масштабная линейка — 0.1 мм.

распространения (большей частью в Центральной Азии) эти виды, видимо, за счет избирательных экологических «пристрастий» и гибридизационных потенций образуют веер хорошо обособленных, но узколокализованных, порой эндемичных, рас: *F. dahurica* (Забайкалье, сев.-вост. Монголии), *F. potaninii* (вост. Китай (пров. Шанси)), *F. litvinovii* (Забайкалье, сев.-вост. Монголии), *F. tschujensis* (Монголия, Алтай (борт Чуйской котловины)), *F. saurica* (хр. Саур), *F. albifolia* (Хакасия), *F. jenessiensis* (окрестности г. Красноярска), одной из которых является и наш вид.

Благодарности

В заключение выражаем признательность коллектору О. В. Барышевой, сотруднице Кузбасского ботанического сада, за предоставленный материал, а также сведения об условиях произрастания нового вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев Е. Б. Род овсяница (*Festuca* L., *Poaceae*) в Восточной Сибири // Новости сист. высш. раст. Л., 1983. Т. 30. С. 22—66.

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

SUMMARY

A description is given of a new species, *Festuca kemerovensis*, from foothills of Kuznetsky Alatau.

УДК 582.669.2 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 7

© Г. А. Лазьков

НОВЫЙ ВИД РОДА *ARENARIA* (*CARYOPHYLLACEAE*) ИЗ ИРАНА

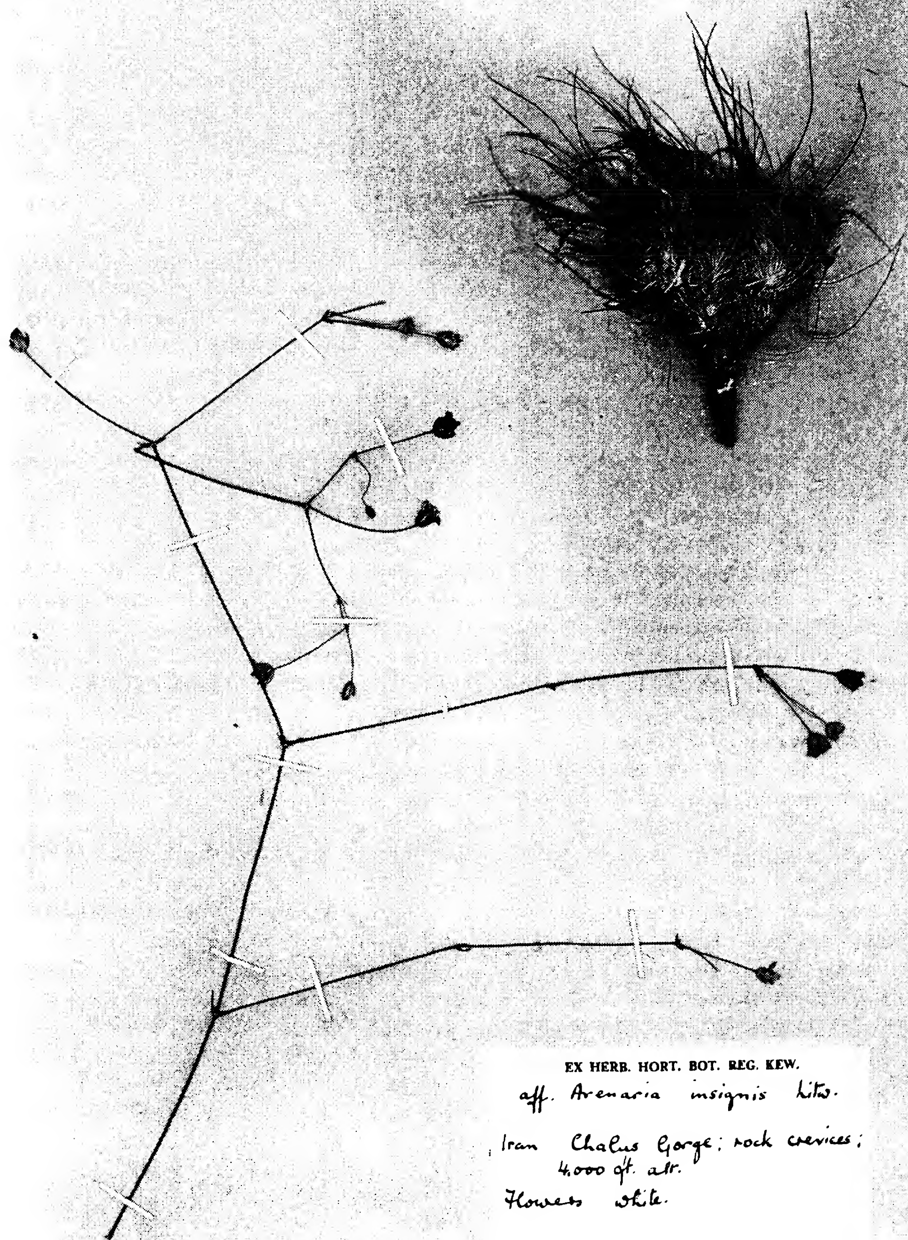
G. A. LAZKOV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *ARENARIA* (*CARYOPHYLLACEAE*) FROM IRAN

Биолого-почвенный институт НАН КР, Бишкек

Описан новый вид *Arenaria fursei* из Ирана.

Ключевые слова: *Caryophyllaceae*, *Arenaria*, Иран, новый вид.

При просмотре материалов по роду *Arenaria* L., хранящихся в Гербарии Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), нами был обнаружен гербарный образец вида этого рода из Ирана, обладающий густой дерновиной и каудексом, плотно покрытым остатками листьев. Он был определен как aff. *Arenaria insignis*



Типовой образец *Arenaria fursei* Lazkov.

Litw. Однако растения, смонтированные на листе, имеют мало общего с последним видом, обладающим короткими и колючими листьями. При ознакомлении со сводкой по видам этого рода, произрастающим в Иране (Rechinger, 1988), определить этот вид не удалось, так как он отличается от всех видов, произрастающих на территории Ирана. Поэтому он описывается нами как новый. Название вида дано в честь его коллектора P. Furse.

Arenaria fursei Lazkov sp. nov. (Subgen. Eremogone (Fenzl) Fenzl). — Planta perennis, herbacea. Caudex dense caespitosus, caulibus rosulantibus numerosis residuis foliorum imbricatis tectis. Folia inferiora linearia, subfiliformia, 5—6 cm lg., 0.3—0.4 mm lt., viridia, margine scabrido-ciliata. Inflorescentia ad 25 cm lg., laxa, ramis subhorizontalibus. Flores in ramis apicalibus in dichasia dispositi. Bracteae 2—3 mm lg., 0.7 mm lt., lanceolatae, in medio virides, late albo-marginatae. Pedicelli 2—3 cm lg., glabri vel scariosi. Sepala 4—5 mm lg., 2.5 mm lt., ovata, subacuta, viridia, margine late albo-marginata, glabra. Petala alba, oblongo-obovata, calyce du plo longiora. Capsula ignota (vide figure).

Typus: «Iran, jugum Chalus, in rupium fissuris, 4000 ft. alt., N 2825, 25 VI 1962, P. Furse» (LE).

Affinitas. A specie affini *A. paulsenii* H. Winkl. caulibus residuis foliorum dense tects differt.

Species in honorem P. Furse nominatur.

Растение многолетнее, травянистое. Каудекс густо дерновинный, с многочисленными каудикулами, покрытыми черепитчатыми остатками листьев. Нижние листья линейные, почти нитевидные, 5—6 см дл., по краям шероховато-реснитчатые. Соцветие до 25 см дл., рыхлое, кистевидное, нижние цветки на веточках 2—3 см дл., с почти горизонтальными ветвями. Цветки на верхушках ветвей в дихазиях. Прицветники 2—5 мм дл. и 0.7 мм шир., ланцетные, по центру зеленые, широко бело-окаймленные. Цветоножки 2—3 см дл., голые или шероховатые. Чашелистики 4—5 мм дл., 2.5 мм шир., яйцевидные, островатые, широко бело-окаймленные, голые. Лепестки белые, продолговато-обратнояйцевидные, в 2 раза превышающие чашечку. Коробочка неизвестна (см. рисунок).

Тип: «Iran, jugum Chalus, rock crevices, 4000 ft. alt., N 2825, 25 VI 1962, P. Furse» (LE).

Родство. От близкого вида *A. paulsenii* H. Winkl. отличается каудикулами, густо покрытыми остатками листьев.

Вид назван в честь P. Furse.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Rechinger K. H. Arenaria // Flora Iranica. Graz, 1988. N 163. S. 6—28.

SUMMARY

The new species *Arenaria fursei* Lazkov is described from Iran.

УДК 561.5 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 7

О. Н. Арбузова,[1] В. П. Никитин[2]

К СИСТЕМАТИКЕ ТРЕТИЧНЫХ *CAPPARACEAE*

O. N. ARBUZOVA, V. P. NIKITIN. ON THE TAXONOMY OF TERTIARY *CAPPARACEAE*

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: binadmin@OK3277.spb.edu
[2] ОАО «Новосибирскгеология»
630099 Новосибирск, ул. Романова, 28
Факс (3832) 22-55-27
E-mail: nsg@online.nsk.su
Поступила 25.06.2002
Окончательный вариант получен 25.02.2003

Семена из палеогеновых и неогеновых отложений России и сопредельных государств, относимые к современным родам *Cleome* и *Cleomella*, были изучены с помощью сканирующего электронного микроскопа. Установлено, что своеобразие анатомического строения этих семян не позволяет относить их к современным представителям подсемейства *Cleomoideae*. Описываются новый вымерший род *Meloke* и 7 новых видов. Приводятся 5 новых комбинаций. Даны сведения о географическом и геологическом распространении рода в третичное время.
Ключевые слова: семена, палеоген, неоген, Россия, Молдова, Украина, *Capparaceae*, *Cleomoideae*, *Cleome*, *Cleomella*, *Polanisia*, *Meloke*.

В третичных флорах России и сопредельных государств сем. *Capparaceae* представлено родами из двух подсемейств: *Capparoideae* и *Cleomoideae*. Представители *Capparoideae* очень редки — известны лишь находки семян *Capparis* sp. из плиоцена Ростовской обл. (Дорофеев, 1966а). Семена же *Cleomoideae* встречаются часто в большом количестве во многих местонахождениях. Присутствие представителей этого подсемейства очень характерно для неогеновых флор Евразии. В ископаемом состоянии известны семена *Cleomoideae* двух типов: мелкие (около 1 мм в диам.), черные, с ячеистой поверхностью, относимые к роду *Polanisia* Rafin., и более крупные (от 1.5 до 5.2 мм дл.), от желто-коричневых до черных с бугорчатой поверхностью, относимые к родам *Cleome* L. и *Cleomella* DC.

Семена второго типа впервые были описаны в работах E. Reid (1920, 1923) посвященных флоре Пон-де-Геля в Кантале (Франция). Описаны семена вида *Polanisia rugosa* E. Reid, переведенного позднее П. И. Дорофеевым (1959) в *Cleome rugosa* (E. Reid) P. Dorof., и семена *Cleomella* sp. Впоследствии к виду *Cleome rugosa* (до 1959 г. под названием *Polanisia rugosa*) были отнесены семена из сармата южного Буга (Дорофеев, 1955в) и Ростовской обл. (Дорофеев, 1959), из мэотиса Одессы (Дорофеев, 1951, 1955а; Негру, 1986), из понта Украины и Молдовы (Негру, 1979), из третичных отложений Западной Сибири (Никитин, 1948; Дорофеев, 1955б, 1963, 1966б; Колесникова, 1961) и Восточной Сибири (Дорофеев, 1969). Семена *Cleome* sp. были отмечены в плиоцене Ростовской и Самарской областей (Дорофеев, 1956, 1957, 1966а). Из миоцена Украины и Молдовы было описано 4 новых вымерших вида *Cleome*: *C. maeotica* Negru, *C. dorofeevii* Negru, *C. reidiae* Negru., *C. coronifera* Negru и вид *Cleomella callisperma* Negru (Негру, 1972, 1979, 1986).

А. Г. Негру (1972) и Дорофеев (1988) отмечали, что семена современных *Cleome* и *Cleomella* очень близки и между ними нет четких морфологических различий. Однако они и другие авторы относили ископаемые семена каперсовых к вымершим видам *Cleome* или *Cleomella* на основе их общего морфологического сходства с семенами того или иного современного вида из этих родов. Первая попытка использовать для диагностики ископаемых семян признаки их анатомического строения была предпринята Дорофеевым. В своей монографии «Миоценовые флоры Тамбовской области» Дорофеев (1988) обратил внимание, что анатомическое строение ископаемых семян, относимых к роду *Cleome*, резко отличается от строения

современных семян *Cleome* и несколько ближе к строению современных семян *Cleomella*. По этой причине семена из миоцена Тамбовской обл. были описаны им под названием *Cleomella* sp. Под этим же названием *Cleomella* sp. Дорофеев (1988) привел и рисунки анатомического строения семян из мэотиса Одессы и миоцена Западной Сибири (Карташево), ранее относившихся к виду *Cleome rugosa*.

Предлагаемая работа посвящена результатам ревизии ископаемых семян сем. *Capparaceae* второго типа, описывавшихся до настоящего времени в составе родов *Cleome* и *Cleomella*. Помимо ревизии опубликованных данных было проведено морфологическое и анатомическое с использованием сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) исследование семян этого типа. Материалом для работы послужили семена из коллекций, собранных Дорофеевым и В. П. Никитиным. Коллекции Дорофеева хранятся в Лаборатории палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН. В них представлены находки семян сем. *Capparaceae* из всех известных местонахождений этих семян на территории России, а также из миоцена Украины (Одесса) и Молдовы (Бурсук). Коллекции Никитина содержат семена из многочисленных западносибирских местонахождений, ранее не обнародованных. С 1998 г. эти коллекции большей частью хранятся в Лаборатории палеоботаники БИН и частично в ОАО «Новосибирскгеология». Исследование ископаемых семян сем. *Capparaceae* предпринято в связи с подготовкой к изданию 4-го тома серии «Ископаемые цветковые растения России и сопредельных государств».

Проведенное исследование выявило существенные различия в строении семенной кожуры ископаемых семян, внешне сходных с семенами современных родов *Cleome* и *Cleomella*, и семян современных представителей этих и близких к ним родов из подсем. *Cleomoideae*. На этом основании вымершие виды, включавшиеся ранее в роды *Cleome* и *Cleomella*, выделены в новый самостоятельный род *Meloke*, относимый нами к сем. *Capparaceae*. К новому роду мы относим 12 видов, распространенных со среднего миоцена по средний плиоцен в Восточной Европе и с верхнего олигоцена по средний плиоцен в Сибири. Семена нового рода морфологически подобны семенам современных представителей подсем. *Cleomoideae*, в частности *Cleome*, *Cleomella* и *Polanisia*. По строению семенной кожуры ископаемые *Meloke* ближе к современным представителям подсем. *Capparoideae*, в частности *Capparis*, хотя отличаются и от них.

Meloke Arbuzova et V. P. Nikit. gen. nov.

Seeds campylotropous, obovate or rounded in outline and biconvex or flattened in cross-section, 1.4—5.2 mm long and 1.4—3.7 mm wide. Horseshoe-shaped embryo cavity with limbs of more or less unequal length and width. Seed surface almost smooth, tuberculate, or wrinkled-tuberculate. Seed coat 0.05—0.18 mm thick. Testa thin, consisting of flattened cells. Mechanical tissue thick, composed of two or three layers of cells with thickened and strongly pitted walls. Endotegmen thin, formed by flattened cells.

Type species: *Meloke praesibirica* V. P. Nikit. et Arbuzova.

Семена кампилотропные с более или менее неравными долями, в очертании обычно обратнояйцевидные или округлые, двояковыпуклые или в разной степени билатерально сплюснутые до почти плоских. Микропиле располагается на конце узкой доли семени. Рядом с ним в виде небольшого слабо заметного выступа находится рубчик (табл. I, 2). Микропилярная доля прямая или загнутая к халазальной. Халазальная доля более широкая, округлая и чаще более короткая, чем микропилярная. Доли по всей длине или только в верхней части семени более или менее тесно прижаты друг к другу. Таким образом, ископаемые семена имеют длинную подковообразно изогнутую дорсальную сторону, широкие латеральные поверхности и большей частью скрытый между плотно соприкасающимися долями район рафе с вентральной стороны. Между плотно соприкасающимися долями на латеральных поверхностях семян проходит прямая или слегка изогнутая ложбинка. У некоторых семян со стороны ложбинки от микропилярного конца семени отходит своеобразная створка, образующаяся, видимо, под давлением растущего зародыша

при прорастании семени. Часто, даже когда микропилярная доля не расщеплена, от микропиле по латеральным поверхностям семени, повторяя изгиб ложбинки, проходит более или менее различимая бороздка, вдоль которой в дальнейшем происходит разрыв. Поверхность почти ровная, бугорчатая или морщинисто-бугорчатая.

Длинная ось семени, проходящая параллельно долям, — 1.4—2.9 (5.2) мм, а короткая, через ширину двух долей, под прямым углом к первому измерению — 1.4—2.7 (3.7) мм.

Семенная кожура от 0.05 до 0.18 мм толщиной. Теста и эндотегмен тонкие, состоят из уплощенных клеток. Теста у многих ископаемых семян сохраняется фрагментарно. Эндотегмен не всегда плотно соединен с наружными слоями семенной кожуры и часто отслаивается в виде пленки. Между тестой и эндотегменом располагается мощная механическая ткань, представленная, возможно, только клетками экзотегмена, как у современных семян *Cleomoideae*, либо клетками эндотесты и экзотегмена, как у современных семян *Capparoideae*.

К роду *Meloke* мы относим 12 видов. 9 из них, семена которых имеются в коллекциях Лаборатории палеоботаники БИН РАН, были изучены анатомически. По характеру механической ткани можно выделить три типа строения семенной кожуры. Первый тип характерен для всех западносибирских видов: *M. praesibirica*, *M. prisca*, *M. rugosissima*, *M. compassica* и *M. macrosperma*, а также наиболее широко географически и геологически распространенного европейско-сибирского вида *M. sibirica*. Механическая ткань семенной кожуры этих видов состоит из двух слоев. Наиболее мощный наружный слой представляет собой одревесневшую паренхиму, состоящую из 2—8 рядов клеток. Клетки изодиаметрические с утолщенными пористыми оболочками. Этими клетками сложены бугорки, определяющие поверхность семян. Внутренний слой механической ткани состоит из 1—2 рядов волокновидных клеток, вытянутых продольно, и обычно с более утолщенными, чем клетки одревесневшей паренхимы, и также сильно пористыми оболочками (табл. I, *6*, *8*; II, *2*, *4*, *7*, *9*; IV, *2*). Второй тип строения семенной кожуры имеют более молодые европейские виды *M. ucrainica* из мэотиса Украины и *M. callisperma* из сармата Молдовы. Механическая ткань семенной кожуры этих видов состоит из трех слоев. Наружный слой образован несколькими рядами сдавленных клеток, средний состоит из 1—2 рядов изодиаметрических клеток, внутренний представлен 2 рядами продольных волокновидных клеток. Оболочки клеток верхних рядов наименее утолщены, нижних — наиболее (табл. III, *6—8*). Третий тип строения семенной кожуры имеет европейский позднемиоценово-плиоценовый вид *M. dorofeevii*, обладающий самыми крупными семенами. В механической ткани этого вида также можно выделить три слоя. Наружный слой образован сплющенными клетками, средний состоит из 2—3 рядов овальных или удлиненных, продольно или косо расположенных клеток, внутренний представлен 1—2 рядами вытянутых вдоль продольной оси семени волокновидных клеток. Оболочки клеток механической ткани сильно пористые, в верхнем слое более тонкостенные, чем в нижних (табл. III, *9*, *10*). Второй и третий типы строения семенной кожуры достаточно близки и хорошо отличаются от первого типа. Отличием третьего типа строения от второго являются более мощный (пропорционально толщине механической ткани) наружный слой и менее резкая граница между средним и нижним слоями: на некоторых срезах ее практически нет, и вся нижняя часть образована продольными волокновидными клетками, т. е. механическая ткань выглядит двухслойной.

Типовой вид: *Meloke praesibirica* V. P. Nikit. et Arbuzova.

Название рода является анаграммой *Cleome*.

Состав рода: *M. praesibirica* V. P. Nikit. et Arbuzova sp. nov., *M. sibirica* Arbuzova et V. P. Nikit. sp. nov., *M. rugosissima* V. P. Nikit. et Arbuzova sp. nov., *M. prisca* V. P. Nikit. et Arbuzova sp. nov., *M. compassica* V. P. Nikit. et Arbuzova sp. nov., *M. macrosperma* V. P. Nikit. et Arbuzova sp. nov., *M. ucrainica* Arbuzova et V. P. Nikit. sp. nov., *M. callisperma* (Negru) Arbuzova et V. P. Nikit. comb. nov., *M. dorofeevii* (Negru) Arbuzova et V. P. Nikit. comb. nov., *M. maeotica* (Negru)

Arbuzova et V. P. Nikit. comb. nov., *M. reidiae* (Negru) Arbuzova et V. P. Nikit. comb. nov., *M. coronifera* (Negru) Arbuzova et V. P. Nikit. comb. nov.

Сравнение. Семена *Meloke* сходны по морфологическому строению с современными семенами родов *Cleome*, *Cleomella* и *Polanisia* из подсем. *Cleomoideae*. В роде *Cleome*, являющемся одним из двух наиболее крупных родов семейства, около 200 видов, которые представлены большей частью травами, реже полукустарниками, распространенными в тропических, субтропических и теплоумеренных областях обоих полушарий. Североамериканские роды *Cleomella* и *Polanisia* включают до 10 видов травянистых растений. Внешне округлые или обратнояйцевидные в очертании и имеющие сравнительно ровную поверхность семена *M. sibirica*, *M. compassica* и *M. prisca* могут быть сопоставлены с семенами современных американских *Cleome gigantea* L. (табл. IV, *5*), *C. houtteana* Schlecht. и *C. multicaulis* Sesse et Moc. ex DC. (табл. IV, *3*), встречающейся на Кавказе *C. steveniana* Schult. et Schult. fil. и североамериканской *Polanisia dodecandra* subsp. *uniglandulosa* (Cav.) Iltis. Бугорчатые или бугорчато-морщинистые семена *M. rugosissima*, *M. praesibirica*, *M. ucrainica* и *M. callisperma* более сходны с современным *Cleomella angustifolia* Torr. и *C. mexicana* Sesse et Moc. ex DC. (табл. IV, *4*). Более мелкие, чем ископаемые, но напоминающие их шиповатой поверхностью, семена известны у современной американской *Cleome lanceolata* (Mart.) Iltis. Крупные семена *M. dorofeevii* и *M. macrosperma* по величине и форме сходны с семенами современной североамериканской *Cleome speciosa* Rafin.

Современные семена *Cleome*, *Cleomella* и *Polanisia* кампилотропные, с неравными по ширине, а чаще и по длине долями, двояковыпуклые, с ровной, ребристо-ячеистой, морщинисто-бугорчатой, шиповатой или ячеистой поверхностью. Первоначально семязачаток этих растений, в частности *Cleome chelidonii* L. f. (Raghavan, 1937), развивается как анатропный. Искривление семени происходит вследствие разрастания клеток в области рафе и халазы. Проводящий пучок рафе, тянущийся по вентральной стороне семени от микропилярного конца до халазы, выглядит Λ-образно изогнутым. Рассмотрение строения современных семян *Cleomoideae* позволило уточнить морфологическое строение ископаемых семян и показало, что вряд ли справедливо традиционно употребляемое в палеоботанической литературе (Дорофеев, 1963, 1966а; Негру, 1972, 1979, 1986) определение более длинной и узкой доли семени как рубчиковой, а более короткой и широкой — как микропилярной, поскольку и микропиле, и рубчик находятся на одной и той же доле, причем эта доля (микропилярная), как правило, более узкая и длинная, чем другая доля (халазальная).

Ископаемые семена *Meloke*, имеющие идентичное современным семенам из подсем. *Cleomoideae* морфологическое строение, четко отличаются от них анатомическим строением семенной кожуры. Механическая ткань современных семян *Cleomoideae* представлена единственным слоем — экзотегменом. Он состоит, как правило, из одного ряда толстостенных волокон, расположенных продольно, косо или же более или менее поперечно (табл. IV, *6—9*) (Corner, 1976; Родионова, 1992). У ископаемых семян механическая ткань образована 2—3 слоями клеток разной формы с утолщенными в разной степени и сильно пористыми оболочками. Двуслойная механическая ткань встречается у современных представителей подсем. *Capparoideae*. Она формируется клетками эндотесты и экзотегмена. Так, у видов *Cadaba* и *Capparis* эндотеста состоит из одного ряда клеток с утолщенными оболочками, экзотегмен образован 2 (у *Cadaba*) или 4—10 (у *Capparis*) рядами толстостенных, продольно вытянутых, пористых волокон (Родионова, 1992). Однако морфологически ископаемые семена *Meloke* существенно отличаются от семян современных представителей *Capparoideae*.

Распространение. На территории бывшего СССР наиболее древние находки *Meloke*, датируемые поздним олигоценом, обнаружены в Западной Сибири. В миоцене род достигает своего максимального разнообразия, причем в Западной Сибири пик разнообразия приходится на ранний миоцен, а в Европе — на поздний миоцен.

Самые поздние находки семян *Meloke* и в Европе, и в Сибири относятся к среднему плиоцену.

Meloke sibirica Arbuzova et V. P. Nikit. sp. nov.

Табл. I, *1—8*.

Polanisia rugosa auct. non E. Reid, Дорофеев, 1955, Докл. АН СССР, 101, 5, рис. 1, фиг. *14*. — *Cleome rugosa* auct. non (E. Reid) P. Dorof., Дорофеев, Тюлина, 1962, Пробл. бот. 6 : 50, рис. 2, фиг. *10*; Дорофеев, 1963, Трет. фл. Зап. Сибири: 190, табл. 32, фиг. *10—11*; ejusd. 1966, Бот. журн. 51, 10, табл. 2, фиг. *17—19*; ejusd. 1969, Миоцен. фл. Мамонт. горы на Алдане: 93, табл. 19, фиг. *10, 11*. — *Cleomella* sp., Дорофеев, 1988, Миоцен. фл. Тамбов. обл.: 116, табл. 23, фиг. *1*—7, рис. 23, *2*.

Seeds obovate to almost rounded in outline and biconvex or compressed laterally in cross-section, 1.7—2.7 mm long and 1.4—2.3 mm wide. Embryo cavity with limbs slightly unequal in width and almost equal in length. Seed surface almost smooth with rare tubercles or tuberculate. Tubercles conical, scattered irregularly or arranged in not very distinct radial rows. Seed coat 0.09—0.15 mm thick. Testa composed of slightly elongated cells. Mechanical tissue formed of two layers: outer layer (5—8 cells thick) consisting of isodiametric cells with slightly thickened and finely pitted walls, inner layer (1—2 cells thick) consisting of longitudinally elongated closely pitted fibriform cells. Endotegmen formed from tabular cells.

Holotype: seed, Middle Miocene, Kartashevo village, Omsk region, Western Siberia. Coll. K523, specimen 52/1 (Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences), pl. I, fig. *3*.

Описание. Семена 1.7—2.7×1.4—2.3 мм, в очертании почти круглые или обратнояйцевидные, двояковыпуклые или в результате фоссилизации билатерально сдавленные. Микропилярная и халазальная доли тесно сближенные, граница между ними обозначена прямой или чаще дуговидной ложбинкой. Микропилярная доля конусовидно суженная, загнута к халазальной. Халазальная доля чуть шире и короче микропилярной, иногда почти равная ей, закругленная или косо срезанная, иногда со слегка отогнутым наружу концом. Поверхность ровная с редкими бугорками или бугорчатая. Бугорки расположены беспорядочно или в нечетких радиальных рядах, расходящихся от ложбинки между долями. Семенная кожура 0.09—0.15 мм толщ. Теста из тангенциально удлиненных клеток, образующих на поверхности семени тонкие едва заметные радиальные штрихи. Механическая ткань из двух слоев. Наружный слой состоит из 5—8 (до 12 в бугорках) рядов изодиаметрических клеток, имеющих слабо утолщенные пористые оболочки. Внутренний слой состоит из 1—2 рядов продольно удлиненных волокновидных клеток с более утолщенными, чем клетки наружного слоя, и также сильно пористыми оболочками. На поперечных срезах клетки внутреннего слоя выглядят округлыми, более мелкими и более толстостенными, чем клетки наружного слоя. Эндотегмен из таблитчатых клеток. Цвет семян от коричневого до почти черного при сохранении тесты, без нее — светло-коричневый. Внутри семени иногда сохраняются остатки тканей, принадлежащих эндосперму и зародышу.

Голотип: семя, средний миоцен, д. Карташево, Омская область, Западная Сибирь, обр. 52/1, кол. К523 (БИН), табл. I, *3*.

Название вида: от названия Сибирь.

Сравнение. Типовой материал *Polanisia rugosa* (Reid, 1920, pl. III, fig. *27*) (=*Cleome rugosa*) из миоцена Франции включает одно целое семя 1.7 × 1.6 мм и один обломок. При обнародовании нового вида приведено изображение целого семени. Сведения об анатомическом строении семян, содержащиеся в описании, достаточно кратки. Указано, что «семенная кожура толстая и твердая, образованная тремя интегументами, наружный интегумент тонкий, матовый, шероховатый, поперечно исчерченный, средний интегумент толстый, твердый, очень морщинистый, с поверхностными клетками, удлиненными в направлении изгиба семени, внутренний интегумент тонкий, образованный редкими четырехугольными клетками» (Reid, 1920:

68). Судить о строении среднего «интегумента», исходя из данных, приведенных Reid, невозможно. Это затрудняет отнесение вида *Cleome rugosa* к роду *Meloke*. Краткость описания, а также мелкое (около 1 мм) и не очень четкое изображение типового экземпляра и послужили, вероятно, причиной того, что впоследствии к виду *Cleome rugosa* были отнесены семена из очень многих и довольно разнообразных коллекций. Семена, ранее приводившиеся под названием *Cleome rugosa* из третичных отложений России и сопредельных государств, отнесены нами к двум видам: *Meloke sibirica* и *M. ucrainica*. Семена этих двух видов хорошо различаются и морфологически, и анатомически. Из них к *Cleome rugosa* из миоцена Франции морфологически наиболее близки семена *M. sibirica*. В большой коллекции *M. sibirica* из миоцена Карташева встречаются сходные с французским экземпляром семена, такие же небольшие, овально-почковидные с бугорчатой поверхностью и утолщением на конце халазальной доли. Однако в целом семена *M. sibirica* крупнее, в очертании нередко почти круглые, поверхность их может быть почти ровной, с редкими одиночными бугорками. Не исключено, что семена *Cleome rugosa* и *Meloke sibirica* принадлежат одному виду, но без дополнительных сведений о строении семян из миоцена Франции решить этот вопрос нельзя.

Материал: более 150 семян из кол. К523, БИН (село Карташево).

Распространение: средний миоцен, терновская свита, Тамбовская обл., Европейская часть России (9 местонахождений); верхний олигоцен — средний плиоцен. журавский, абросимовский, бещеульский, таволжанский, павлодарский, новостаничный горизонты, Западная Сибирь (более 200 местонахождений); средний миоцен, Восточная Сибирь (1 местонахождение).

Meloke praesibirica V. P. Nikit. et Arbuzova sp. nov.

Табл. II, *3*, *4*.

Seeds almost rounded in outline, flattened, 2.5—2.7 mm long and 2.4—2.5 mm wide. Chalazal limb slightly shorter than the micropylar one but almost equal to it in width. Seed surface covered by numerous minute somewhat acute tubercles tending to form radial ridges. Seed coat 0.1 mm thick. Mechanical tissue consisting of two layers: the outer layer (2—3 cells thick) formed of isodiametric cells with slightly thickened and pitted walls, the inner layer (1—2 cells thick) comprised by longitudinally elongated fibriform cells with more thickened and strongly pitted walls.

Holotype: seed, Upper Oligocene, town of Suzun, borehole 13, depth 100.1—109.0 m, Novosibirsk region, Western Siberia. Coll. Суз. 65-13-100.1, specimen 57/1 (Public Corporation «Novosibirskgeologiya»), pl. II, fig. *3*.

Описание. Семена 2.5—2.7 × 2.4—2.5 мм, в очертании круглые, уплощенные. Микропилярная доля почти одинаковой ширины с халазальной и лишь на конце конусовидно суженная. Халазальная доля чуть короче микропилярной, со слегка отогнутым наружу нижним краем. Ложбинка между долями прямая или слабо изогнутая. Цвет семян коричневато-серый. Поверхность покрыта обильными мелкими островатыми бугорками, обнаруживающими тенденцию к образованию радиальных хребтиков. Ультраскульптура поверхности мелкоячеистая. Семенная кожура около 0.1 мм толщ. Механическая ткань состоит из двух слоев: наружный слой из 2—3 рядов изодиаметрических клеток; внутренний слой из 2 рядов продольных волокновидных клеток, с более утолщенными, чем клетки наружного слоя, оболочками. Стенки клеток механической ткани сильно пористые.

Голотип: семя, верхний олигоцен, г. Сузун, скв. 13, гл. 100.1—109.0 м, Новосибирская обл., Западная Сибирь, обр. 57/1, кол. Суз. 65-13-100.1 (ОАО «Новосибирскгеология»), табл. II, *3*.

Название вида: от *prae* лат. — впереди и *sibirica* — сибирская.

Сравнение. Описываемые семена по величине и общей форме наиболее близки к ископаемым семенам *M. sibirica* и *M. rugosissima*, но хорошо от них отличаются характером поверхности (более обильными, мелкими и одиночными бугорками) и в среднем более тонкой семенной кожурой.

Материал: 3 семени из кол. Суз. 65-13-100.1, ОАО «Новосибирскгеология» (р. Сузун, скв. 13, гл. 100.1—109.0 м), 6 семян и 5 обломков из кол. Тюм. 74-2102-К, БИН (р. Лямин, обнажение в 75 км выше устья).

Распространение: верхний олигоцен и нижний миоцен, журавский и абросимовский горизонты, Западная Сибирь (3 местонахождения).

Meloke rugosissima V. P. Nikit. et Arbuzova sp. nov.

Табл. II, *1*, *2*.

Seeds obovate to rounded in outline, 2.3—2.9 mm long and 2.0—2.8 mm wide. Chalazal limb wider and shorter than the micropylar one or sometimes equal in length. Seed surface tuberculate. Tubercles conical, arranged irregularly or forming radial ridges or wrinkles. Seed coat 0.1 mm thick. Mechanical tissue consisting of isodiametric cells with slightly thickened and pitted walls in the outer layer (5—6 cells thick) and longitudinally elongated fibriform cells with more thickened and strongly pitted walls in the inner layer (2 cells thick). Endotegmen formed of tabulate cells.

Holotype: seed, Middle Miocene, Isakovka village, Omsk region, Western Siberia. Coll. ПК. 59-И.1, specimen 118/1 (Komarov Botanical Institute), pl. II, fig. *1*.

Описание. Семена 2.3—2.9 × 2.0—2.8 мм, в очертании круглые или обратнояйцевидные. Микропилярная доля конусовидно суженная, прямая или загнутая к халазальной. Халазальная доля шире и короче микропилярной, реже одной с ней длины. Цвет от палево-желтого до коричневого. Поверхность бугорчатая. Бугорки конусовидные, расположены беспорядочно или с образованием радиальных гребней или морщинок. Семенная кожура около 0.1 мм толщ. Механическая ткань состоит из изодиаметрических клеток с утолщенными сильно пористыми оболочками в 5—6 верхних рядах (наружный слой) и из продольно удлиненных волокновидных клеток в 2 нижних рядах (внутренний слой). В верхних 2—3 рядах клетки более мелкие, чем в нижних. Эндотегмен тонкий, пленчатый, из таблитчатых клеток.

Голотип: семя, средний миоцен, Исаковка, Омская область, Западная Сибирь, обр. 118/1, кол. ПК. 59-И.1 (БИН), табл. II, *1*.

Название вида: от *rugosa* лат. — морщинистая.

Сравнение. Описываемые семена по форме и анатомическому строению сходны с ископаемыми семенами *M. sibirica*, но отличаются от последних большей величиной, в среднем более узкой по сравнению с халазальной микропилярной долей, и характером скульптуры поверхности (бугорки у *M. rugosissima* более высокие, частые и иногда сливаются в довольно мощные гребни).

Материал: 60 семян из кол. ПК. 59-И.1, БИН (деревня Исаковка), 12 семян и около 20 обломков из кол. С.80-1-78.6, БИН (село Пихтовка, скв. 1, гл. 78.6—82.1 м).

Распространение: нижний и средний миоцен, абросимовский и бещеульский горизонты, Западная Сибирь (около 20 местонахождений).

Meloke prisca V. P. Nikit. et Arbuzova sp. nov.

Табл. II, *8*, *9*.

Seeds almost rounded in outline and strongly flattened during fossilization, 1.7—2.4 mm long and 1.4—2.1 mm wide. Chalazal limb wider and shorter than the micropylar one. Seed surface with a faint sculpture of radial, slightly tuberculate wrinkles. Seed coat 0.05—0.07 mm thick. Mechanical tissue consisting of isodiametric, often crushed, cells in the outer layer (4—5 cells thick) and longitudinally elongated fibriform cells in the inner layer (2 cells thick); cell walls in both layers being thickened and strongly pitted.

Holotype: seed, Upper Oligocene, Karasi village, borehole 86, depth 164—178 m, Novosibirsk region, Western Siberia. Coll. Кч. 57-86-164.0, specimen 27/1 (Public Corporation «Novosibirskgeologiya»), pl. II, fig. *8*.

Описание. Семена 1.7—2.4 × 1.4—2.1 мм, в очертании почти круглые, при фоссилизации сильно уплощенные. Микропилярная доля конусовидно суженная, заостренная, прямая или слегка загнутая к халазальной. Халазальная доля более

широкая и короткая. Радиальная ложбинка между долями прямая, реже дуговидная, иногда довольно широкая. Цвет от светло-коричневого до желтого. Поверхность с неясной скульптурой из невысоких, радиальных, слабо бугорчатых морщинок. Семенная кожура 0.05—0.07 мм толщ. Механическая ткань состоит из округло-угловатых, часто смятых, клеток в верхних 4—5 рядах (наружный слой) и более толстостенных, продольно удлиненных волокновидных клеток в 2 нижних рядах (внутренний слой). Оболочки клеток механической ткани сильно пористые. Эндотегмен тонкий, пленчатый.

Голотип: семя, верхний олигоцен, село Караси, скв. 86, гл. 164.0—178.0 м, Новосибирская область, Западная Сибирь, обр. 27/1, кол. Кч. 57-86-164.0 (ОАО «Новосибирскгеология»), табл. II, *8*.

Название вида: от *prisca* лат. — первобытная, древняя.

Сравнение. От широко распространенного вида *M. sibirica* описываемый отличается меньшей в среднем величиной семян с более тонкой семенной кожурой (у *M. sibirica* толщина семенной кожуры 0.09—0.15 мм) и иной скульптурой поверхности.

Материал: 3 семени и 14 фрагментов семян из кол. Кч. 57-86-164.0, БИН и ОАО «Новосибирскгеология» (село Караси, скв. 86, гл. 164.0—178.0 м).

Распространение: верхний олигоцен и нижний миоцен, журавский и абросимовский горизонты, Западная Сибирь (8 местонахождений).

Meloke compassica V. P. Nikit. et Arbuzova sp. nov.

Табл. II, *5—7*.

Seeds almost rounded in outline and biconvex in cross-section, 1.4—2.1 mm long and 1.4—1.9 mm wide. Chalazal limb wider and shorter than the micropylar one. Seed surface rough. Seed coat 0.1 mm thick. Mechanical tissue (4—6 cells thick) consisting of quadrangular to almost circular in section cells in the outer layer (2—4 cells thick) and elongate cells in the inner layer (2 cells thick); cell walls in both layers being slightly thickened and finely pitted.

Holotype: seed, Lower Miocene, Dunayevsky Yar, Tomsk region, Western Siberia. Coll. ТД-1, specimen 94/1 (Public Corporation «Novosibirskgeologiya»), pl. II, fig. *5*.

Описание. Семена 1.4—2.1 × 1.4—1.9 мм, в очертании почти круглые, двояковыпуклые. Микропилярная доля конусовидно суженная, халазальная — широко округлая; ложбинка между ними прямая или слабо изогнутая, иногда широкая. Цвет семян коричневато-серый или серовато-желтый. Поверхность без бугорков или морщинок, но неровная, шероховатая. Семенная кожура около 0.1 мм толщ. Механическая ткань из двух слоев: наружный слой из 2—4 рядов квадратных, прямоугольных или округлых на срезах клеток, внутренний — из 2 рядов удлиненных клеток. Оболочки клеток механической ткани слегка утолщенные и сильно пористые. Эндотегмен тонкий, пленчатый.

Голотип: семя, нижний миоцен, Дунаевский Яр, Томская область, Западная Сибирь, обр. 94/1, кол. ТД-1 (ОАО «Новосибирскгеология»), табл. II, *5*.

Название вида: от географического названия Компасский Бор (местонахождение голотипа Дунаевский Яр является одним из обнажений урочища Компасский Бор).

Сравнение. Вид *M. compassica* близок к *M. prisca*, но отличается от него более мелкими в среднем семенами с более гладкой поверхностью.

Материал: 5 семян и 9 фрагментов из кол. ТД-1, БИН и ОАО «Новосибирскгеология» (обрыв Дунаевский Яр), 1 семя из кол. ПК. 62-15-0.5, ОАО «Новосибирскгеология» (село Амбарцево).

Распространение: нижний миоцен, абросимовский горизонт, Западная Сибирь (5 местонахождений).

Meloke macrosperma V. P. Nikit. et Arbuzova sp. nov.

Табл. IV, *1*, *2*.

Seeds rounded to broadly obovate in outline, 3.7—4.0 mm long and 2.6—3.2 mm wide. Micropylar limb narrower and slightly longer than the chalazal one. Seed surface with indistinct wrinkles aligned in radial rows. Seed coat 0.13 mm thick. Mechanical tissue comprised by an outer layer (5—7 cells thick) of isodiametric cells with slightly thickened and finely pitted walls and an inner layer (2 cells thick) of longitudinally elongated fibriform cells with more thickened and finely pitted walls.

Holotype: seed, Middle Miocene, Isakovka village, Omsk region, Western Siberia. Coll. ПК. 59-И.1, specimen 116/1 (Public Corporation «Novosibirskgeologiya»), pl. IV, fig. *1*.

Описание. Семена 3.7—4.0 × 2.6—3.2 мм, в очертании круглые или широкообратнояйцевидные. Микропилярная доля уже и чуть длиннее халазальной, отделена от нее радиальной изогнутой глубокой щелью. Поверхность слабо радиально морщинистая. Семенная кожура около 0.13 мм толщ. Механическая ткань сложена клетками с сильно пористыми оболочками: в верхних 5—7 рядах клетки изодиаметрические (наружный слой), в 2 нижних — продольно удлиненные, волокновидные (внутренний слой).

Голотип: семя, средний миоцен, Исаковка, Омская область, Западная Сибирь, обр. 116/1, кол. ПК. 59-И.1 (ОАО «Новосибирскгеология»), табл. IV, *1*.

Название вида: от *macron* греч. — крупное и *sperma* греч. — семя.

Сравнение. Близкие по величине к *M. macrosperma* семена принадлежат европейскому виду *Meloke dorofeevii*, от которых описываемые отличаются более гладкой поверхностью и особенностями анатомического строения.

Материал: 3 семени из кол. ПК. 59-И.1, ОАО «Новосибирскгеология» (деревня Исаковка), 15 фрагментов семян из кол. Меж. 64-23-41.0, БИН (с. Щипицыно, Новосибирская обл.).

Распространение: нижний и верхний миоцен, абросимовский и бещеульский горизонты, Западная Сибирь (6 местонахождений), поздний миоцен, Дальний Восток (1 местонахождение).

Meloke ucrainica Arbuzova et V. P. Nikit. sp. nov.

Табл. III, *1—7*.

Polanisia rugosa auct. non E. Reid, Дорофеев, 1951, Бот. журн. 8, 3 : 35, рис. 1, фиг. 20; ejusd. 1955, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, Фл. и сист. высш. раст. 11 : 130, табл. 4, фиг. 10—12. — *Cleome rugosa* auct. non (E. Reid) P. Dorof., Негру, 1986, Мэотич. фл. Сев.-Зап. Причерноморья: 92, табл. 15, фиг. *1—6*.

Seeds rounded, obovate, or almost triangular in outline and laterally compressed in cros-section, 1.6—2.2 mm long and 1.6—2.0 mm wide. Chalazal and micropylar limbs almost equal in size, or the micropylar limb slightly longer and narrower. Seed surface with conical tubercles, the tallest of them bordering the dorsal part of the seed. Seed coat 0.1—0.16 mm thick. Testa thin, formed of thin-walled cells with polygonal facets. Mechanical tissue comprised by an outer layer of compressed cells, a middle layer of more or less isodiametric cells, and an inner layer of longitudinally elongated fibriform cells, the cell walls in all layers being strongly pitted. Endotegmen formed by tabular cells.

Holotype: seed, Upper Maeotian, Odessa, Ukraine. Coll. K432, specimen 42-2/1 (Komarov Botanical Institute), pl. III, fig. *1*.

Описание. Семена 1.6—2.2 × 1.6—2.0 мм, в очертании обратнояйцевидные, округлые или почти треугольные, первоначально, видимо, двояковыпуклые, при фоссилизации билатерально сдавленные. Микропилярная и халазальная доли тесно сближенные, разделенные тонкой дуговидной ложбинкой, одинаковые по длине, а иногда и по ширине; реже микропилярная доля длиннее и уже халазальной. Цвет семян коричневый. Поверхность бугорчатая; бугорки конусовидные, наиболее высокие оторачивают дорсальную часть семени так, что она выглядит обособленной; на боках, вдоль дуговидной ложбинки, бугорков нет. Семенная кожура 0.1—0.16 мм толщ. Теста тонкая, из многоугольных клеток, образующих на поверхности семени

тонкую сеточку (табл. III, *4*). Механическая ткань трехслойная. Наружный слой из нескольких рядов сдавленных клеток с наименее утолщенными оболочками. На частично разрушенных в результате фоссилизации участках ископаемых семян эти клетки образуют ячеистую ультраскульптуру поверхности (табл. III, *5*). Средний слой из 1—2 рядов более крупных, округлых или овальных на срезах клеток, с более утолщенными, чем клетки наружного слоя, оболочками. Внутренний слой из 2 рядов продольно удлиненных, волокновидных, наиболее толстостенных клеток. Оболочки клеток механической ткани сильно пористые. Эндотегмен пленчатый, из таблитчатых клеток.

Голотип: семя, мэотис, Одесса, Украина, обр. 42-2/1, кол. К432 (БИН). табл. III, *1*.

Название вида: от названия Украина.

Сравнение. От наиболее анатомически близких семян *M. callisperma* описываемые формы отличаются более мощной и резче дифференцированной семенной кожурой, обычно равными по длине долями и обособленной дорсальной областью. От семян широко распространенного вида *M. sibirica*, сходных с семенами *M. ucrainica* величиной и равными по длине долями, описываемые формы отличаются наличием частых высоких конусовидных бугорков, ограничивающих дорсальную часть семени, и особенностями строения семенной кожуры.

Материал: 40 семян из кол. К432, БИН (Одесса).

Распространение: верхний миоцен (мэотис), Украина (Одесса).

Meloke callisperma (Negru) Arbuzova et V. P. Nikit. comb. nov.

Cleomella callisperma Negru, 1972, Раннесарматская флора северо-востока Молдавии: 108, табл. 18, фиг. *1—11*.

Holotype: seed, Lower Sarmatian, Bursuk, Moldova, coll. 4ПК, number of the specimen not indicated (Botanical Institute of the Academy Science of Moldova), Negru. 1972, l. c.: pl. 18, fig. *1*.

Голотип: семя, нижний сармат, Бурсук, Молдова, номер образца не указан, кол. 4ПК (Ботанический институт АН Молдовы) (Негру, 1972, l. с.: табл. 18, фиг. *1*.

Распространение: средний миоцен, нижний сармат), Молдова (Бурсук).

Примечание. В палеокарпологической коллекции Лаборатории палеоботаники БИН хранятся семена *Meloke callisperma* из типового местонахождения. Это позволило дополнить описание семян этого вида, данное Негру, сведениями об их анатомическом строении. Семенная кожура около 0.05—0.07 мм толщ. (табл. III, *8*). Теста из тангенциально удлиненных, уплощенных клеток. Механическая ткань состоит из трех слоев. Наружный слой из 1—2 рядов наиболее мелких, сдавленных клеток; средний слой из 1—2 рядов изодиаметрических клеток, внутренний слой из одного ряда продольных, волокновидных клеток. Оболочки клеток механической ткани утолщенные и сильно пористые. Эндотегмен тонкий, из таблитчатых клеток.

Meloke dorofeevii (Negru) Arbuzova et V. P. Nikit. comb. nov.

Cleome dorofeevii Negru, 1979, Раннепонтическая флора южной части Днестровско-Прутского междуречья: 87, табл. 16, фиг. *1*, *2*. — *Cleome* sp., Дорофеев, 1957. Докл. АН СССР, 117, 1, рис. 1, фиг. *5*; ejusd. 1966, Плиоценовая флора Матанова Сада на Дону: 69, табл. 4, фиг. *1*.

Holotype: seed, Pontian, Baymakliya, Moldova, coll. 7ПК, specimen 18/1 (Botanical Institute of the Academy Sciences of Moldova), Negru, 1979, l. c.: pl. 16, fig. *2*.

Голотип: семя, понт, Баймаклия, Молдова, обр. 18/1, кол. 7ПК (Ботанический институт АН Молдовы), Негру, 1979, l. с.: табл. 16, фиг. *2*.

Распространение: верхний миоцен (мэотис), Украина (Одесса); понт, Молдова (Баймаклия); средний плиоцен, европейская часть России (Матанов Сад).

Примечание. Было проведено анатомическое изучение семян *M. dorofeevii* из плиоценовых отложений Матанова Сада (кол. К453, БИН). Семенная кожура этих семян 0.12—0.18 мм толщ. Теста из тангенциально удлиненных и уплощенных

клеток. Механическая ткань состоит из трех слоев клеток с сильно пористыми оболочками (табл. III, *9*, *10*). Наружный слой состоит из нескольких рядов сплющенных клеток со слабо утолщенными оболочками. Средний слой из 2—3 рядов удлиненных продольно или косо расположенных, округлых на поперечных срезах клеток. Внутренний слой из 1—2 рядов тангенциально вытянутых волокновидных клеток с наиболее утолщенными оболочками. Эндотегмен тонкий, пленчатый.

Meloke reidiae (Negru) Arbuzova et V. P. Nikit. comb. nov.

Cleome reidiae Negru, 1979, Раннепонтическая флора южной части Днестровско-Прутского междуречья: 85, табл. 15, фиг. *12*, *13*, *reidii*.

Holotype: seed, Pontian, Tabaki, Ukraine, coll. 4ПК, specimen 43/1 (Botanical Institute of the Academy Science of Moldova), Negru, 1979, l. c.: pl. 15, fig. *13*.

Голотип: семя, понт, Табаки, Украина, обр. 43/1, кол. 4ПК (Ботанический ин-т АН Молдовы), Негру, 1979, l. c.: табл. 15, фиг. *13*.

Распространение: верхний миоцен (понт), Украина (Табаки).

Примечание. Негру, характеризуя строение семян вида *Cleome reidiae*, пишет, что их «спермодерма трехслойная; наружный слой тонкий, блестящий, сохранился лишь местами, главным образом, на боках в пределах радиальной ложбинки; средний — губчатый, толстый, довольно крепкий; внутренний — очень тонкий и хрупкий, матовый» (Негру, 1979 : 85). Морфологическое строение в совокупности с наличием «губчатого» слоя делают необходимым отнесение этого вида к роду *Meloke*.

Meloke coronifera (Negru) Arbuzova et V. P. Nikit. comb. nov.

Cleome coronifera Negru, 1979, Раннепонтическая флора южной части Днестровско-Прутского междуречья: 86, табл. 15, фиг. *15*, *16*.

Holotype: seed, Pontian, Tabaki, Ukraine, coll. 4ПК, specimen 44/1 (Botanical Institute of the Academy Science of Moldova), Negru, 1979, l. c.: pl. 15, fig. *16*.

Голотип: семя, понт, Табаки, Украина, обр. 44/1, кол. 4ПК (Ботанический институт АН Молдовы), Негру, 1979, l. c.: табл. 15, фиг. *16*.

Распространение: верхний миоцен (понт), Украина (Табаки).

Примечание. Негру указывает, что средний слой ископаемых семян *Cleome coronifera* «толстый, крепкий, губчатый» (Негру, 1979 : 86). Морфологическое строение и наличие губчатого слоя позволяют относить семена, описанные Негру под названием *Cleome coronifera*, к роду *Meloke*.

Meloke maeotica (Negru) Arbuzova et V. P. Nikit. comb. nov.

Cleome maeotica Negru, 1986, Мэотическая флора Северо-Западного Причерноморья: 91, табл. 14, фиг. *5—8*.

Holotype: seed, Maeotian, Odessa, Ukraine, coll. 20ПК, number of the specimen not indicated (Botanical Institute of the Academy Science of Moldova), Negru, 1986, l. c.: pl. 14, fig. *5*.

Голотип: семя, мэотис, Одесса, Украина, номер образца не указан, кол. 20ПК (Ботанический институт АН Молдовы), Негру, 1986, l. c.: табл. 14, фиг. *5*.

Распространение: верхний миоцен (мэотис), Украина (Одесса).

Примечание. Негру указывает, что семенная кожура *Cleome maeotica* «толстая и упругая» (Негру, 1986 : 91). Так же Негру характеризует и семенную кожуру вида *C. dorofeevii* (Негру, 1979 : 87) (=*Meloke dorofeevii*), анатомическое строение семян которого мы имели возможность изучить. Поэтому вслед за *Cleome dorofeevii* мы сочли возможным отнести к роду *Meloke* и семена, описанные Негру под названием *Cleome maeotica*.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность Т. И. Кравцовой, Г. Б. Родионовой и А. В. Хвалю за ценные советы и замечания при подготовке статьи к печати.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-49342).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дорофеев П. И. Меотичні рослини з околиць Одеси // Бот. журн. АН УССР. 1951. Т. 8. № 3. С. 31—40.

Дорофеев П. И. Меотическая флора из окрестностей г. Одессы // Тр. Бот. ин-та. Сер. 1. 1955а. Вып. 11. С. 109—143.

Дорофеев П. И. Об остатках растений из третичных отложений в районе с. Новоникольского на Иртыше в Западной Сибири // Докл. АН СССР. 1955б. Т. 101. № 5. С. 941—944.

Дорофеев П. И. Сарматские растения с рек Тилигула и Ю. Буга // Тр. БИН. Сер. 1. 1955в. Вып. 11. С. 144—160.

Дорофеев П. И. О плиоценовой флоре Самарской луки // Докл. АН СССР. 1956. Т. 110. № 4. С. 665—667.

Дорофеев П. И. О плиоценовой флоре нагавских глин на Дону // Докл. АН СССР. 1957. Т. 117. № 1. С. 124—126.

Дорофеев П. И. Материалы к познанию миоценовой флоры Ростовской области // Проблемы ботаники. М.; Л., 1959. Вып. 4. С. 143—189.

Дорофеев П. И. Третичные флоры Западной Сибири. М.; Л., 1963. 346 с.

Дорофеев П. И. Плиоценовая флора Матанова Сада на Дону. М.; Л., 1966а. 88 с.

Дорофеев П. И. О миоценовой флоре из окрестностей с. Юровского на Иртыше // Бот. журн. 1966б. Т. 51. № 10. С. 1480—1489.

Дорофеев П. И. Миоценовая флора Мамонтовой горы на Алдане. Л., 1969. 125 с.

Дорофеев П. И. Миоценовые флоры Тамбовской области. Л., 1988. 198 с.

Колесникова Т. Д. К познанию третичной флоры Заобского яра в Западной Сибири // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 1. С. 125—130.

Негру А. Г. Раннесарматская флора Северо-Востока Молдавии. Кишинев, 1972. 169 с.

Негру А. Г. Раннепонтическая флора южной части Днестровско-Прутского междуречья. Кишинев, 1979. 112 с.

Негру А. Г. Меотическая флора Северо-Западного Причерноморья. Кишинев, 1986. 195 с.

Никитин П. А. Плиоценовые флоры с реки Оби в районе Томска // Докл. АН СССР. 1948. Т. 61. № 6. С. 1103—1106.

Родионова Г. Б. Сем. *Capparaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1992. Т. 4. С. 183—191.

Corner E. J. H. The seeds of Dicotyledons. London, 1976. Vol. 1. 311 p. Vol. 2. 552 p.

Raghavan T. S. Studies in the *Capparidaceae*. 1. The life-history of *Cleome chelidonii* Linn. fil. // J. Linn. Soc. Bot. 1937. Vol. 51. N 1. P. 43—72.

Reid E. M. Recherches sur quelques graines pliocenes du Pont-de-Gail (Cantal) // Bull. Soc. Geol. France. Ser. 4. 1920. T. 20. P. 48—87.

Reid E. M. Nouvelles recherches sur les graines du Pliocene inferieur du Pont-de-Gail (Cantal) // Bull. Soc. Geol. France. Ser. 4. 1923. T. 23. P. 308—355.

SUMMARY

Cleome- and *Cleomella*-like fossil seeds from the Palaeogene and Neogene of Russia and adjacent states have been investigated using scanning electron microscope. The seeds resemble those of modern members of the subfamily *Cleomoideae* (*Capparaceae*) in general morphology, but differ in the structure of the seed coat and therefore cannot be assigned to modern genera within *Capparaceae*. A new fossil genus, *Meloke*, 7 new fossil species, and 5 new combinations have been described. The geographical and stratigraphical distribution of *Meloke* has been summarized.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.29(470.53)

© А. Е. Селиванов,[1] Г. П. Урбанавичюс[2]

НОВЫЕ ДЛЯ УРАЛА ВИДЫ ЛИШАЙНИКОВ ИЗ ЗАПОВЕДНИКОВ «БАСЕГИ» И «ВИШЕРСКИЙ» (ПЕРМСКАЯ ОБЛАСТЬ)

A. E. SELIVANOV, G. P. URBANAVICHUS. NEW FOR URAL MOUNTAINS LICHEN SPECIES FROM THE NATURE RESERVES «BASEGI» AND «VISHERSKY» (PERM REGION)

[1] Пермский государственный педагогический университет
614600 Пермь, ул. Сибирская, 24
E-mail: selivanperm@yandex.ru
[2] Полярно-Альпийский ботанический сад-институт КНЦ РАН
184256 Мурманская обл., Кировск-6
E-mail: urban@aprec.ru
Поступила 26.06.2002
Окончательный вариант получен 19.11.2002

Приводятся сведения о 20 видах лишайников, новых для лихенофлоры Урала. Впервые обнаружены апотеции с развитыми сумками и зрелыми спорами у *Sarcogyne kotiluotensis*.
Ключевые слова: лишайники, заповедники, новые виды, *Sarcogyne kotiluotensis*, Урал.

Изучение флоры лишайников Урала имеет длительную историю (Рябкова, 2000). По имеющимся литературным данным, для Урала указывается около 700 видов (Рябкова, 1998; Херманссон и др., 1998; Михайлова, Шейдеггер, 2001). В то же время имеется всего 2 специальные работы, посвященные изучению лихенофлоры Пермской области (Крылов, 1882; Окснер, 1945).

С 1995 г. на базе кафедры ботаники Пермского государственного педагогического ун-та (ПГПУ) ведутся исследования флоры лишайников государственных природных заповедников (ГПЗ) «Басеги» и «Вишерский» (Пермская обл.). Заповедник «Басеги» (площадь 37935 га) расположен в северной части Среднего Урала в пределах хр. Басеги, в междуречье р. Усьвы и р. Вильвы, с наибольшей высотой 995 м над ур. м. (г. Средний Басег). Координаты территории заповедника: 58°45′—59°00′ с. ш., 58°15′—58°38′ в. д. На территории заповедника выражено 3 высотных пояса растительности: а) горно-лесной, сформированный пихтово-еловыми лесами с примесью березы; б) подгольцовый (600—800 м над ур. м.), представляющий собой комплекс редколесий и лугов различного состава; в) горно-тундровый (выше 800 м над ур. м.), растительность которого сложена небольшими фрагментами кустарничковых, лишайниковых и каменистых тундр, имеются нивальные группировки.

Заповедник «Вишерский» (площадь 241000 га) находится на западном макросклоне южной части Северного Урала в верховьях р. Вишера; перепад высот от 240 (долина р. Вишера) до 1469 м над ур. м. (хр. Тулымский Камень). Координаты заповедника: 60°45′—61°37′ с. ш., 58°04′—59°02′ в. д. Выражено 4 высотных пояса растительности: а) горно-лесной (до 650 м над ур. м.), представленный пихтово-еловыми лесами, с заметным участием березы и сосны сибирской; б) подгольцовый (650—850 м над ур. м.), с редколесьями различного состава; в) горно-тундровый (850—1000 м над ур. м.), включающий обширные пространства тундр различного

типа, с нивальными группировками, расположенными вблизи нетающих снежников; г) пояс холодных гольцовых пустынь (выше 1000 м над ур. м.), представляющий собой курумники, практически полностью поросшие лишайниками, с небольшими фрагментами тундр.

Среди образцов, собранных А. Е. Селивановым (ГПЗ «Вишерский») и А. Г. Безгодовым (ГПЗ «Басеги») и определенных Г. П. Урбанавичюсом, оказалось 20 видов, новых для лихенофлоры Урала. Ниже приводится список этих видов с указанием условий местообитаний, субстратной экологии и даты сбора. Номенклатура таксонов дана в соответствии со сводкой R. Santesson (1993). Образцы указанных видов хранятся на кафедре ботаники ПГПУ, в Гербарии Полярно-Альпийского ботанического сада-института КНЦ РАН (KPABG) и в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Absconditella lignicola Vězda et Píšut — Вишерский ГПЗ долина р. Вишера, ельник кустарничково-зеленомошный, на мертвой коре ели. 12 VII 2001. Бореальный вид с евроамериканским типом ареала.

Anzina carneonivea (Anzi) Scheid. in Vězda — Вишерский ГПЗ, западный склон хр. Ошньер, пихтово-березовое редколесье, 680 м над ур. м., на древесине сосны сибирской. 21 VII 1999. Бореальный вид с евразоамериканским типом ареала.

Arthopyrenia salicis A. Massal. — Вишерский ГПЗ, долина р. Лыпья, ельник крупнопапоротниково-зеленомошный, на стволе рябины. 20 VI 1995. Бореальный вид с евроамериканским типом ареала.

Bacidia laurocerasi (Delise ex Duby) Zahlbr. — Вишерский ГПЗ, восточный склон хр. Курыксар, елово-березовое редколесье, 600 м над ур. м., на стволе рябины. 12 VII 2001. Неморальный вид с мультирегиональным типом ареала.

Chaenotheca brachypoda (Ach.) Tibell — Вишерский ГПЗ, долина р. Малая Мойва, ельник кустарничково-зеленомошный, на древесине старого елового пня. 26 VI 2001. Бореальный вид с мультирегиональным типом ареала.

Chaenothecopsis viridialba (Kremp.) A. F. W. Schmidt — Вишерский ГПЗ, долина р. Вишера, ельник высокотравный, на стволе ели, 250 м над ур. м. 2 VII 1995. Бореальный вид с мультирегиональным типом ареала.

Fellhanera bouteillei (Desm.) Vězda — Вишерский ГПЗ, долина р. Малая Мойва, окр. кордона «Мойва», ельник зеленомошный, на тонких веточках ели. 21 VI 1999. Неморальный вид с мультирегиональным типом ареала.

Ionaspis odora (Ach.) Stein. — Вишерский ГПЗ, восточный склон хр. Муравьиный Камень, еловое редколесье с куртинами можжевельников, курумник, 800 м над ур. м., на камне. 22 VII 1999. Арктоальпийский вид с евразоамериканским типом ареала.

Lecidella scabra (Taylor) Hertel et Leuckert — Вишерский ГПЗ, горно-тундровый пояс, каменистые россыпи (курумники), на камнях из силикатных пород; встречается нередко. 2 VII 2001. Монтанный вид с голарктическим типом ареала.

Pertusaria pseudocorallina (Lilj.) Arnold — Вишерский ГПЗ, долина р. Большая Мойва, обнажения силикатных пород по берегам реки, на скальной поверхности. 3 VII 2001. Монтанный вид с евроамериканоафриканским типом ареала.

Physcia dimidiata (Arnold) Nyl. — ГПЗ («Басеги»), долина р. Вильва, обнажения сланцев, на растительных остатках и мхах на камнях. 7 VII 1996. Неморальный вид с мультирегиональным типом ареала.

Placynthiella dasaea (Stirt.) Tønsberg — Вишерский ГПЗ, западный склон хр. Ошньер, елово-березовое редколесье, на гнилой древесине хвойных пород, 680 м над ур. м. 21 VII 1999; долина р. Малая Мойва, ельник кустарничково-зеленомошный, на гнилом пихтовом пне, 350 м над ур. м. 27 VI 1999. Бореальный вид с голарктическим типом ареала.

P. hyporhoda (Th. Fr.) Coppins et P. James — Вишерский ГПЗ, долина р. Лыпья, елово-пихтовый крупнопапоротниково-зеленомошный лес, на почве и растительных остатках. 250 м над ур. м. 30 VI 1995. Бореальный вид с евроамериканским типом ареала.

P. icmalea (Ach.) Coppins et P. James — Вишерский ГПЗ, долина р. Малая Мойва, каменная россыпь в тайге, на растительных остатках, 350 м над ур. м. 23 VI 1999. Бореальный вид с голарктическим типом ареала.

P. oligotropha (J. R. Laundon) Coppins et P. James — ГПЗ «Басеги», г. Северный Басег, редколесье и тундра, 850 м над ур. м., на торфянистой почве. 16 VI 1993. Бореальный вид с голарктическим типом ареала.

Sarcogyne kotiluotensis Vain. — Вишерский ГПЗ, долина р. Вишера, обнажения карбонатных пород по берегам реки, на скальной поверхности. 11 VII 2001. Европейский вид.

S. kotiluotensis Vain. был описан E. Vainio (Vainio, 1940, цит. по: Голубкова, 1988 : 41—42) по образцу с единственным молодым апотецием с незрелыми сумками и спорами. Ранее был известен только из классического местонахождения в Карелии. В наших образцах имеются апотеции, содержащие зрелые сумки со спорами. Гимениальный слой 70—75 мкм выс., бесцветный, с желтовато-коричневым эпитецием 6—8 мкм толщ.; эксципул светлый, по краю желтовато-коричневый, 160—170 мкм толщ., гипотеций 112—140 мкм, светлый, в нижней части (переходящий в сердцевинный слой таллома) темно-бурый. Сумки булавовидные, 45—50 × 6—11.5 мкм, с многочисленными спорами (более 100). Споры 4.5—5 × 2.5—2.7 мкм, эллипсоидные. Парафизы 2.7 мкм толщ., септированные, на вершинах желтовато-коричневые, утолщенные до 4—5 мкм.

Staurothele fissa (Taylor) Zwackh — Вишерский ГПЗ, пойма р. Большая Мойва, периодически заливаемая водой, на береговых гальках из силикатных пород. 26 VI 2001. Монтанный вид с мультирегиональным типом ареала.

Verrucaria aethiobola Wachlenb. in Ach. — Вишерский ГПЗ, пойма р. Большая Мойва, периодически заливаемая водой, на береговых гальках из силикатных пород. 26 VI 2001. Монтанный вид с голарктическим типом ареала.

V. calciseda DC. in Lam. et DC. — Вишерский ГПЗ, долины рек Вишера и Лыпья, обнажения карбонатных пород по берегам реки, на скальной поверхности. 10 VII 2001. Монтанный вид с мультирегиональным типом ареала.

Xylographa vitiligo (Ach.) J. R. Laundon — Вишерский ГПЗ, западный склон хр. Ошньер, елово-березовое редколесье, 680 м над ур. м., на гнилой древесине хвойных пород. 21 VII 1999. Бореальный вид с голарктическим типом ареала.

Из перечисленных 20 видов лишайников 19 имеют накипную жизненную форму. Вероятно, этим можно объяснить отсутствие указаний этих видов для Урала, несмотря на то что большинство из них являются сравнительно нередкими в северных широтах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубкова Н. С. Лишайники семейства *Acarosporaceae* Zahlbr. в СССР. Л., 1988. 134 с.

Крылов П. Н. Материалы к флоре Пермской губернии. Вып. III // Тр. общ-ва естествоисп. при Казанском ун-те. Казань, 1882. Т. 11. Вып. 5. С. 1—41.

Михайлова И. Н., Шейдеггер К. Дополнения к лихенофлоре Урала // Новости сист. низш. раст. СПб., 2001. Т. 34. С. 166—167.

Окснер А. Н. Матеріали для ліхенофлори Урала та прилеглих областей // Бот. журн. АН УРСР. Киев. 1945. Т. 2. № 3—4. С. 217—247.

Рябкова К. А. Систематический список лишайников Урала // Новости сист. низш. раст. СПб., 1998. Т. 32. С. 81—87.

Рябкова К. А. Основные этапы и направления изучения лишайников Урала // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность. СПб., 2000. С. 363—366.

Херманссон Я., Пыстина Т. Н., Кудрявцева Д. И. Предварительный список лишайников Республики Коми. Сыктывкар, 1998. 136 с.

Santesson R. The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Lund, 1993. 240 p.

SUMMARY

The information about 20 species of lichens new for Ural mountains is resulted. Samples of species *Sarcogyne kotiluotensis* with developed asci and mature spores for are found the first time.

УДК 582.32(Р57) Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 7

© Д. Я. Тубанова

НОВЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ РЕДКИХ ВИДОВ МХОВ В СИБИРИ (ДЖЕРГИНСКИЙ ЗАПОВЕДНИК)

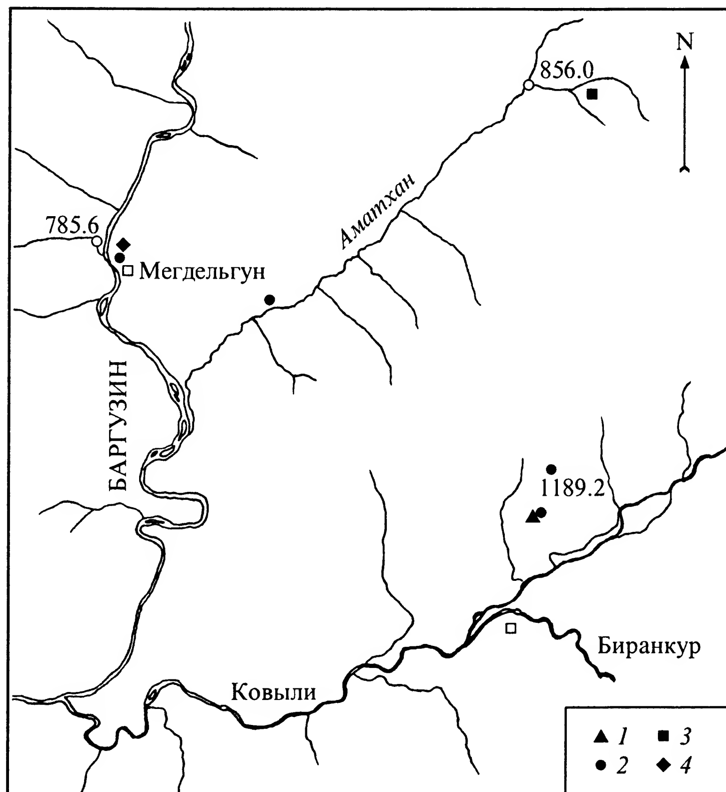
D. Ya. TOUBANOVA. NEW LOCALITIES OF RARE MOSS SPECIES IN SIBERIA (DZHERGINSKY RESERVE)

Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
670047 Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6
Факс (3012)433034
E-mail: tdolgor@biol.bsc.buryatia.ru
Поступила 20.10.2000
Окончательный вариант получен 09.01.2003

В результате обработки материала, собранного на территории Государственного природного заповедника «Джергинский» (северо-восточное Прибайкалье), выявлены редкие листостебельные мхи — *Indusiella thianschanica*, *Didymodon perobtusus*, *Tomentypnum falcifolium*, *Tortula lacvipila* var. *watcheri*.
Ключевые слова: листостебельные мхи, редкие виды, Джергинский заповедник, Сибирь.

Заповедник «Джергинский» расположен на северо-востоке Прибайкалья, на стыке трех хребтов — Икатского, Баргузинского и Южно-Муйского, в верховьях р. Баргузин (54°56′—55°27′ с. ш., 111°11′—111°58′ в. д.). Абсолютные высоты — 569.6—2574.0 м над ур. м. Климат резко континентальный. Средние годовые температуры от –2.6 до –5.3 °С (Жуков, 1960). За год здесь выпадает в среднем 300—400 мм осадков. Согласно ботанико-географическому районированию Байкальской Сибири (Пешкова, 1985), территория заповедника входит в состав Прибайкальского округа Забайкальской провинции Восточно-Сибирской подобласти светлохвойных лесов Евроазиатской хвойно-лесной области. В заповеднике представлено 3 основных пояса растительности: лесной, подгольцовый и гольцовый (Елаев и др., 2000). Кроме того, в южной части заповедника имеются сообщества, которые формируют лесостепной пояс (Намзалов, Басхаева, 1997).

Бриофлористические исследования на территории Джергинского заповедника проводились в 1998—2000 гг. В результате обработки гербарного материала выявлено 229 видов и 9 разновидностей листостебельных мхов. Среди них редкими для



Местонахождения в Джергинском заповеднике.

1 — *Indusiella thianschanica* Broth. et Müll. Hal, *2* — *Didymodon perobtusus* Broth, *3* — *Tomentypnum falcifolium* (Renauld ex Nichols) Tuom., *4* — *Tortula laevipila* (Brid.) Schwaegr. var. *watcheri* Barkm.

территории России являются: *Indusiella thianschanica*, *Didymodon perobtusus*, *Tomentypnum falcifolium*, *Tortula laevipila* var. *watcheri*, имеющие на территории заповедника единичные местонахождения (см. рисунок).

Indusiella thianschanica Broth. et Müll. Hal (сем. *Grimmiaceae*) — Бурятия, Курумканский р-н, Джергинский заповедник, в 2 км к северу от зимовья Биранкур (55° 08′ с. ш., 111° 21′ в. д.), на сухой, освещенной, денудированной поверхности известняковой скалы, на высоте 1000 м над ур. м., со спорогонами, 9 VII 1999. Этот мох-кальцефил обычно приурочен к сухим освещенным поверхностям карбонатных выходов. В Сибири *Indusiella thianschanica* известна в пределах Алтае-Саянской горной области (Бардунов, 1966, 1969, 1974, 1989; Савич-Любицкая, Смирнова, 1970; Ignatov, Tong, 1994) и в Южной Якутии (Кривошапкин, Иванова, 2000; Ignatov et al., 2001). Общее распространение вида: Аляска, Монголия, Китай, Средняя Азия (Тянь-Шань), Кавказ (Дагестан), Африка (оз. Чад) (Ignatov, Tong, 1994). *Indusiella thianschanica* включена в Красную книгу СССР (1984) и Красную книгу РСФСР (1988).

Didymodon perobtusus Broth. (= *Barbula perobtusa* (Broth.) P. C. Chen) (сем. *Pottiaceae*) — Бурятия, Курумканский р-н, Джергинский заповедник, в 2 км к северу от зимовья Биранкур (55° 08′ с. ш., 111° 21′ в. д.), на сухой, освещенной, денудированной поверхности известняковой скалы, на высоте 1000 м над ур. м., с выводковыми телами, 9 VII 1999; долина р. Аматхан (55° 11′ с. ш., 111° 15′ в. д.), на открытой поверхности сухих карбонатных скал, на высоте 820 м над ур. м., 30 VI 2000, *D. pe-*

robtusus — южносибирско-монгольский эндем (Савич-Любицкая, 1965; Бардунов, 1992) распространен в горах Восточного Саяна и Алтая и на маломорском побережье Байкала (Бардунов, 1969, 1974, 1999; Савич-Любицкая, Смирнова, 1970). Этот вид, так же как и предыдущий, является кальцефилом. За пределами России распространен в Монголии, откуда и был описан Бротерусом (Бротерус, Савич, 1932; Савич-Любицкая, 1965; Абрамова, Абрамов, 1983; Абрамова, Цэгмэд, 1993). Местонахождение *D. perobtusus* в Джергинском заповеднике находится на северо-восточной границе его ареала.

Indusiella thianschanica и *Dodymodon perobtusus* — ксерофиты и облигатные кальцефилы были собраны в одном месте на скале, где образовывали самостоятельные куртины.

Tortula laevipila (Brid.) Schwaegr. var. *watcheri* Barkm. (сем. *Pottiaceae*) — Бурятия, Курумканский р-н, Джергинский заповедник, окрестности горячего источника Мегдельгун (55°11′ с. ш., 111°12′ в. д.), остепненный склон горы, на высоте 800 м над ур. м., на открытой поверхности камней, 6 VII 2000. Приводится впервые для Сибири. На территории России эта разновидность найдена Л. В. Бардуновым и В. Я. Черданцевой (1982) в расщелинах скал южной экспозиции в Чугуевском р-не (пос. Шумный) Южного Приморья. За пределами России *Tortula laevipila* var. *watcheri* известна в Европе и Северной Америке (Zander, 1993). Можно предположить, что местонахождение этого таксона в окрестностях горячего источника Мегдельгун является реликтовым, поскольку находится в зоне влияния его на микроклимат окружающей территории.

Tomentypnum falcifolium (Renauld ex Nichols) Tuom. (сем. *Brachytheciaceae*) — Бурятия, Курумканский р-н, Джергинский заповедник, верховья р. Аматхан (55° 12′ с. ш., 111° 20′ в. д.), на склоне горы, на высоте 1040 м над ур. м., лиственничник хвощево-зеленомошный, напочвенный покров, 29 VI 1999. Отмечен вместе с *Abietinella abietina* (Hedw.) M. Fleisch., *Ptilium cristacastrensis* De Not., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G., *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr. В Бурятии этот вид обнаружен также в Тункинской впадине (Косович, 1989); на территории России встречается еще на о-ве Врангеля (Афонина, 1994; Afonina, Gzernyadjeva, 1995) и в Южной Якутии (Кривошапкин, 1998). За пределами России *Tomentypnum falcifolium* известен из Северной Америки и северо-востока Китая (Vitt et al., 1990).

Indusiella thianschanica, *Didymodon perobtusus*, *Tomentypnum falcifolium*, обнаруженные на территории Джергинского заповедника, включены во 2-е издание Красной книги Республики Бурятия (2002).

Гербарные образцы указанных видов хранятся в гербарии Института общей и экспериментальной биологии СО РАН (г. Улан-Удэ).

Благодарности

Выражаю глубокую благодарность проф. Л. В. Бардунову (СИФИБР) за помощь в определении мхов и ценные замечания в ходе подготовки статьи; сотрудникам Государственного природного заповедника «Джергинский» за помощь в проведении полевых исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Абрамов И. И. Конспект флоры мхов Монгольской Народной Республики // Тр. совм. сов.-монг. компл. биол. экспедиции. Л., 1983. Т. 17. 222 с.

Абрамова А. Л., Цэгмэд Ц. Новые и редкие виды мхов Монголии // Новости сист. низш. раст. 1993. Т. 29. С. 128—132.

Афонина О. М. Флора окрестностей бухты Сомнительной: мохообразные // Арктические тундры острова Врангеля. СПб., 1994. С. 66—89.

Бардунов Л. В. Восточное Забайкалье в бриогеографическом отношении // Изв. СО АН СССР, сер. биол.-мед. наук. 1966. № 8. Вып. 2. С. 84—89.

Бардунов Л. В. Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. М.; Л., 1969. 329 с.

Бардунов Л. В. Листостебельные мхи Алтая и Саян. Новосибирск, 1974. 167 с.

Бардунов Л. В. Аридные виды во флоре мхов Южной Сибири // Проблемы бриологии в СССР. Л., 1989. С. 30—36.

Бардунов Л. В. Очерк бриофлоры Сибири. Новосибирск, 1992. 96 с.

Бардунов Л. В. О редких видах во флоре листостебельных мхов Центральной Сибири // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 2. С. 73—78.

Бардунов Л. В., Черданцева В. Я. Листостебельные мхи Южного Приморья. Новосибирск, 1982. 206 с.

Бротерус В. Ф., Савич Л. И. Список мхов, собранных А. А. Еленкиным в 1902 году в Саянских горах и в Монголии // Изв. бот. сада. 1932. Т. 1—2. С. 81—96.

Елаев Э. Н., Аненхонов О. А., Иметхенов А. Б., Доржиев Ц. З., Елаева Н. Г. Джергинский заповедник // Заповедники Сибири. М., 2000. Т. 2. С. 205—216.

Жуков В. М. Климат Бурятской АССР. Улан-Удэ, 1960. 187 с.

Косович Е. И. Находка *Tomentypnum falcifolium* (*Brachytheciaceae*) — нового для бриофлоры Евразии вида // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 2. С. 250—253.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 591 с.

Красная книга СССР. М., 1984. Т. 2. 480 с.

Красная книга Республики Бурятия: редкие и исчезающие виды растений и грибов. Новосибирск, 2002. 340 с.

Кривошапкин К. К. Листостебельные мхи Олекминского заповедника (Якутия) // Arctoa. 1998. Т. 7. С. 9—20.

Кривошапкин К. К., Иванова Е. И. Листостебельные мхи останцов НПП «Ленские столбы» // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Тез. докл. II Рос. науч. конф., посвящ. 150-летию П. Н. Крылова. Томск, 2000. С. 71—72.

Намзалов Б. Б., Басхаева Т. Г. О структуре горной лесостепи долины р. Джирги (Баргузинская котловина, Северное Прибайкалье) // Состояние и проблемы охраны природных комплексов Северо-Восточного Прибайкалья. Тр. Джер. зап. Улан-Удэ, 1997. Вып. 2. С. 44—51.

Пешкова Г. А. Растительность Сибири. Прибайкалье и Забайкалье. Новосибирск, 1985. 124 с.

Савич-Любицкая Л. И. Новые данные о *Barbula perobtusa* (Broth.) Chen. // Новости сист. низш. раст. 1965. Т. 2. С. 245—250.

Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. Л., 1970. 822 с.

Afonina O. M., Czernyadjeva I. V. Mosses of the Russian Arctic: Check-list and bibliography // Arctoa. 1995. Vol. 5. P. 99—142.

Ignatov M. S., Cao Tong. Bryophytes of Altai Mountains. IV. The family *grimmiaceae* (Musci) // Arctoa. 1994. Vol. 3. P. 67—122.

Ignatov M. S., Ivanova E. I., Ignatova E. A., Krivoshapkin K. K. On the moss flora of Ust-Maya district (Republic Sakha/Yakutia, East Siberia) // Arctoa. 2001. Vol. 10. P. 165—184.

Vitt P. H., Coa T., Campenot M. K., Gauthier R. The genus *Tomentypnum* in north-east China // Journ. Bryology. 1990. Vol. 16. P. 79—87.

Zander R. H. Genera of the *Pottiaceae*: mosses of harsh environments // Bulletin of the Buffalo society of Natural Sciences. 1993. Vol. 32. 378 p.

SUMMARY

New localities of rare species of mosses (*Indusiella thianschanica*, *Didymodon perobtusus*, *Tomentypnum falcifolium* and *Tortula laevipila* var. *watcheri*) were found in Siberia.

УДК 582.752 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 7

© А. В. Гребенюк

MARSILEA STRIGOSA (*MARSILEACEAE*) — РЕДКИЙ ПАПОРОТНИК ВО ФЛОРЕ СИБИРИ

A. V. GREBENYUK. *MARSILEA STRIGOSA* (*MARSILEACEAE*), A RARE FERN IN THE FLORA OF SIBERIA

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (3832)30-19-86
E-mail: root@botgard.nsk.su
Поступила 27.12.2002

Впервые для Западной Сибири (Алтайский край) приводится местонахождение *Marsilea strigosa* — очень редкого папоротника, известного в России только по единичным находкам в низовьях р. Волги. Обобщены литературные сведения о распространении и находках вида в России и пограничных с ней территориях Казахстана, предложены меры по охране растения.

Ключевые слова: *Marsilea strigosa*, спорокарпии, редкий вид, Красная книга, Западная Сибирь, Кулундинская степь.

Род *Marsilea* L. насчитывает около 65 видов, распространенных по всему земному шару (Бобров, 1974; Махлин, Сурова, 1978; Casper, Krausch, 1980). В пределах бывшего СССР встречается 3 вида: *M. quadrifolia* L., *M. aegyptiaca* Willd. и *M. strigosa* Willd. (Фомин, 1934; Введенский, Пучкова, 1968; Черепанов, 1995). Все они известны в России (Федченко, Флеров, 1910; Станков, Талиев, 1949; Шмаков, 1999).

Marsilea strigosa (марсилия щетинистая) — мелкий земноводный папоротник 5—10 см выс. (рис. 1). Это многолетнее растение с тонким ветвящимся, ползучим. столонообразным стеблем, укореняющимся в илистом грунте и несущим 2 ряда вай. расположенных очередно. В почкосложении вайи улиткообразно свернуты, зрелые — с 4 сегментами на верхушке относительно длинного черешка, из которых нижние расположены очередно, а верхние — супротивно, но внешне, сегменты собраны мутовчато; они клиновидные, на концах округлые, цельнокрайние, с анастомозирующими жилками. Вайи марсилии обладают уникальной среди папоротников способностью «складывать» сегменты на ночь и в условиях недостаточного увлажнения (Махлин, Сурова, 1978). Сорусы с заключенными в них микро- и макроспорангиями находятся в твердых, ореховидных образованиях листовой природы (Тахтаджян, 1954) — спорокарпиях, которые у марсилии щетинистой округлоклиновидные, сжатые с боков, при основании с 2 неясными зубцами, сплошь покрытые щетинками. шелковисто-коричневые летом и белесоватые осенью. Спорокарпии одиночные. очень короткими (много меньше спорокарпия) ножками срастаются с основанием вай, внешне — почти сидячие, наклоненные, черепицеобразно собраны вдоль стебля: споры созревают в августе—сентябре (Федченко, Флеров, 1910; Фомин, 1934).

Марсилия щетинистая приурочена к пересыхающим мелководьям рек, пресным и солоноватым озерам, окраинам болот. В подобных условиях вид встречается в северных районах Средней Азии, в основном в Казахстане, где отмечен в 9 из 29 флористических районов, принятых в региональной флоре (Федченко, Федченко, 1924; Павлов, 1956; Введенский, Пучкова, 1968). Кроме того, приводится для Кавказа (Талыш) и юга Европейской России (Фомин, 1934). Большая часть известных местонахождений *M. strigosa* расположена между 47 и 50° с. ш., северной границей распространения, очевидно, нужно считать 52° с. ш. Вне бывшего СССР *M. strigosa* отмечена в Средиземноморье (Кудряшова, 2000) как «очень редкий вид с дизъюнктивным ареалом». Во «Flora Europaea» (1964 : 24) приведена для Франции, Испании и Италии. S. J. Casper и H.-D. Krausch (1980) приводят вид для Северной Африки (Марокко, Алжир, Египет).

M. strigosa — вид в систематическом отношении спорный. Западноевропейские популяции некоторыми исследователями выделяются в качестве отдельных таксонов разного ранга. Reed (1964) и Fernandes (1970) (цит. по: Casper, Krausch, 1980 : 70)

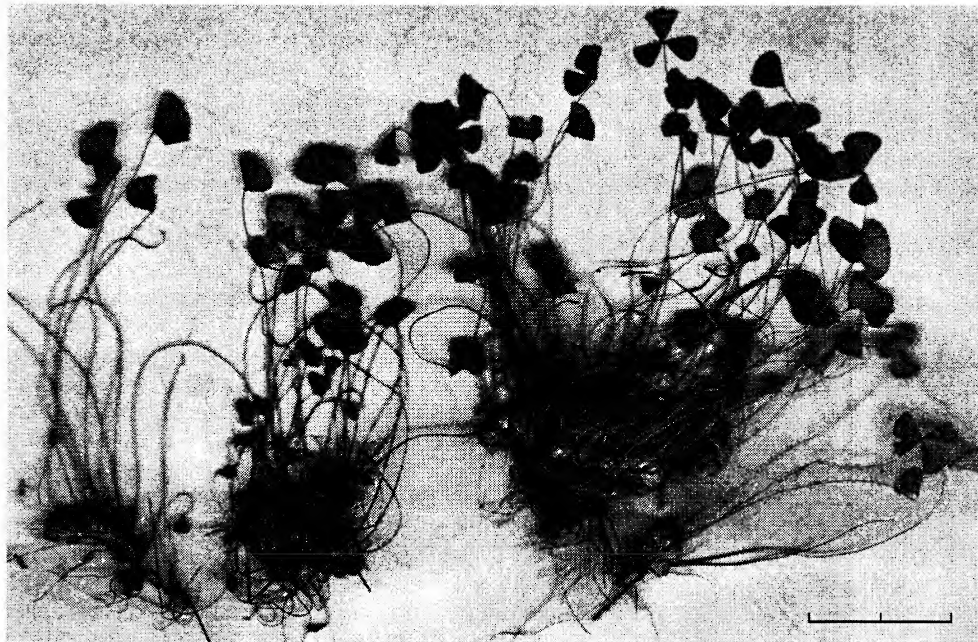


Рис. 1. *Marsilea strigosa* Willd. (часть гербарного образца, собранного А. В. Гребенюк 10 VII 2001). Масштабная линейка — 1 см.

принимают подвид *M. strigosa* var *pubescens* (Tenore) Maire et Weiller, отличая его от *M. strigosa* var. *rossica* (Milde) Maire et Weiller, распространенного от Прикаспийской низменности до Западной Сибири. Glück (1911) (цит. по: Casper, Krausch, 1980 : 70) признает вид *M. pubescens* Tenore. Н. Н. Цвелёв (1988) в Красной книге РСФСР считает *M. strigosa* эндемиком флоры СССР, признавая таким образом обособленность приведенных выше таксонов. Однако E. Launert (1968) (цит. по: Casper, Krausch, 1980 : 70) считает признаки, положенные в основу для их выделения (главным образом, число и плотность расположения спорокарпиев на побеге), несостоятельными и «не имеющими таксономического значения». Согласно Launert, выделенные таксоны — это климатические формы одного вида.

Типовой образец вида *M. strigosa*, описанного с юга России («prope Sareptam»), находится в Берлине (Бобров, 1974; Кудряшова, 2000). По данным Цвелёва (1988 : 475—476), первоописание вида основано на растениях, собранных в Сарпинских озерах из окрестностей г. Волгограда. Там же, но несколько позже, в середине XIX в., вид собирался известным ботаником Александром Беккером, где, однако, «после 1864 г. марсилия щетинистая никем не отмечалась и, вероятно, исчезла». В Красную книгу РСФСР (Цвелёв, 1988) марсилия щетинистая внесена со статусом 0 (Ex) (исчезнувший вид), поскольку Сарпинские водоемы, где она исчезла, похоже, единственное достоверное местонахождение вида в России (рис. 2).

В объединенной ныне коллекции Гербария Алтайского государственного ун-та им. В. В. Сапожникова (АГУ, ALTB) и Гербария Южно-Сибирского ботанического сада (ЮСБС, SSBG) хранится гербарный образец («Северный Прикаспий, Западно-Казахстанская обл., окр. ст. Сайхин... 17 VII 1952, Непли Г. Н.»), определенный автором как *M. strigosa*. Данный лист является дубликатом сборов из ближайшей к территории России точки, упомянутой и Цвелёвым (1988). В. В. Иванов (1972) указывает 9 местонахождений *M. strigosa* в Северном Прикаспии (рис. 2). 5 из них относятся к территории нынешнего Казахстана (Чижинские разливы, лиманы Балыктинских разливов), 1 — пограничная с Россией (между железнодорожными станциями Эльтон и Сайхин) и 3 — непосредственно в России (в Волго-Ахтубинской

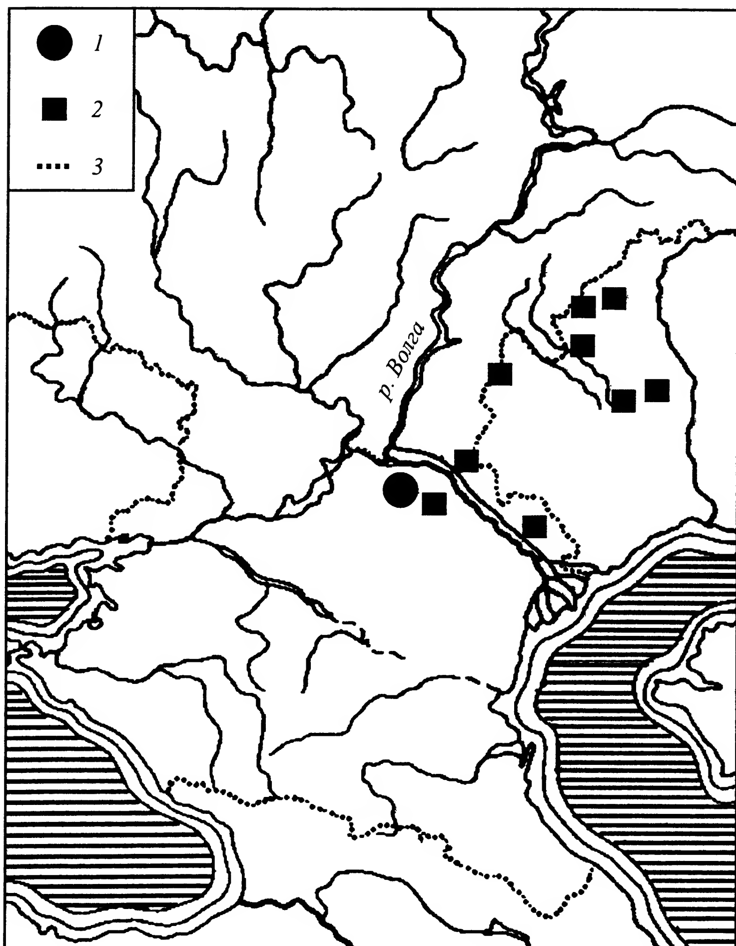


Рис. 2. Картосхема находок *Marsilea strigosa* в Северном Прикаспии.

1, *2* — места сборов *M. strigosa* (*1* — по Цвелёву, 1988; *2* — с дополнениями по Иванову, 1972); *3* — государственная граница России.

пойме), в том числе и у Красноармейска. Не совсем ясно, подтверждены ли приведенные точки гербарными сборами автора или он повторяет данные предшествующих исследователей. Близ вершины Богдо марсилия щетинистая указывается Ивановым по данным И. И. Шмальгаузена без библиографической ссылки. Здесь же, у Богдо и в Ахтубе, ее приводили Б. А. Федченко и А. Ф. Флеров (1910). Без указания конкретных местонахождений и сборов Ф. Я. Левина (1955 : 588) отмечает «широкое распространение *M. strigosa* на заволжских лугах лиманов, особенно в годы сильных паводков».

Имеются также указания (Flora Europaea, 1964; Бобров, 1974) о нахождении вида в России в нижнем течении Дона, но возможно, что речь идет о флористическом районе «Волж.-Дон.», принятом во «Флоре СССР» (Фомин, 1934). Интересно, что в 7-м издании «Флоры» П. Ф. Маевского (1940) марсилия щетинистая приводится для окрестностей г. Балаково Саратовской обл. В более раннем издании вид указывается только в классическом местонахождении (Маевский, 1902). О находках марсилии у Балаково в последующих работах не упоминается.

Таким образом, литературные сведения о находках марсилии щетинистой в современных границах России противоречивы, что подчеркивает их крайнюю редкость, независимо от присвоенного виду статуса.

На редкую встречаемость вида по всему ареалу исследователи указывали неоднократно. О том, что *M. strigosa* распространена «не широко», отмечал еще Б. А. Федченко (1915 : 18). На Кавказе марсилия щетинистая известна только в Азербайджане (Аскеров, 1983), где последний раз (в 1936 г.) собиралась в посевах риса А. Г. Рубцовой, в окрестностях с. Хырмандалы, в Талыше (Аскеров, 1977, 1981). А. М. Аскеров (1977, 1981, 1983) неоднократно рекомендовал включить марсилию щетинистую в «Красную книгу СССР» как малоизученный, реликтовый вид, находящийся под угрозой исчезновения.

К началу 1900-х годов появились косвенные свидетельства возможного нахождения этого редкого папоротника в Сибири. На пограничные с юго-запада находки марсилии указывают Б. А. Федченко и А. Ф. Флеров (1909). Отчасти по данным Шренка, О. А. и Б. А. Федченко (1924) приводят для ближайшей к Сибири Семипалатинской обл. (уезда) 3 известных к тому времени местонахождения. Из материалов «Семипалатинской ботанической экспедиции под руководством М. М. Ильина», хранящихся в Гербарии Института ботаники АН Казахстана (AA), 2 образца *M. strigosa* (№ 425, 8 VII 1928, М. М. Ильин и А. О. Гейнрихсон и № 883, 18 IX 1928, они же) собраны в 70—75 км южнее границы Алтайского края (по всей видимости, эти сборы не нашли отражения во «Флоре Казахстана», поскольку для Восточного мелкосопочника указания вида отсутствуют (Павлов, 1956)). На основании сборов с близлежащих территорий П. Н. Крылов (1927 : 48) включает вид во «Флору Западной Сибири», замечая при этом, что в Сибири растение «пока не найдено». В современную «Флору Сибири» (Красноборов, 1988) марсилия щетинистая также включена в качестве ожидаемой находки.

В последних систематических обзорах (Шмаков, 1995, 1999; Маслова, Хрусталева, 2001), а также в региональных флористических списках территорий (акваторий) (Золотов, Силантьева, 2000; Хрусталева, 2000; Дурникин, 2001) вид не приводится для края и Сибири в целом, он не представлен сборами в коллекционных фондах Гербария Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС) СО РАН (NS) и Гербария им. М. Г. Попова (NSK).

В июле 2001 г. в Алтайском крае (рис. 3) автором был собран единственный гербарный образец *M. strigosa* («Алтайский край, Благовещенский р-н, юго-восточные окрестности оз. Кучукского: 6—7 км южнее д. Ниж.-Кучук. „Плотская Ляга" (у местных жителей) — у лога с талой водой. На солонце, среди редкой бескильницы и мышехвостника маленького. 52° 38′ 30″ с. ш., 79° 57′ в. д. (Russia, Altai territory, the Blagoveshchensk area, southeast vicinities of Lake Kuchukskoe: 6—7 km to the south of village Lower-Kuchuk. «Plotskoje» (at local residents) — at a broad gully with thawed snow. On saline soil, among rare *Puccinellia* sp. and *Myosurus minimus* L. (*Ranunculaceae* Juss.). 52° 38′ 30″ Northern breadth, 79° 57′ East longitude. Legit: 10 VII 2001. Grebenyuk A. V.»)).

Растения были найдены на уже сухой солонцеватой почве, в 25—30 м от линии воды, большей частью с развитыми и развивающимися спорокарпиями (рис. 1). Обнаруженная популяция марсилии оказалась довольно многочисленной, сложенной из практически монодоминантных пятен (1—1.5 м в диам.), с небольшим участием мышехвостника.

Несмотря на тщательный поиск в подходящих местообитаниях, найти новые местонахождения марсилии щетинистой не удалось, 13 сентября она была лишь повторно собрана в единственном, отмеченном выше пункте.

В предисловии к «Флоре Алтая и Томской губернии» П. Н. Крылов (1901) детально описывает маршруты своих экспедиций. В 1901 г. он подробно исследует те места, где спустя 100 лет нами была обнаружена марсилия. Согласно данным М. Д. Махлина и Т. Д. Суровой (1978 : 245), «с достоверностью установлена возможность переноса спорокарпиев водоплавающими птицами, преимущественно различными видами уток, которые пожирают спорокарпии (вместе с другой пищей) и в своих желудках разносят их по водоемам», однако их жизнеспособность сохраняется около суток, что было выяснено экспериментально (там же). Таким образом,

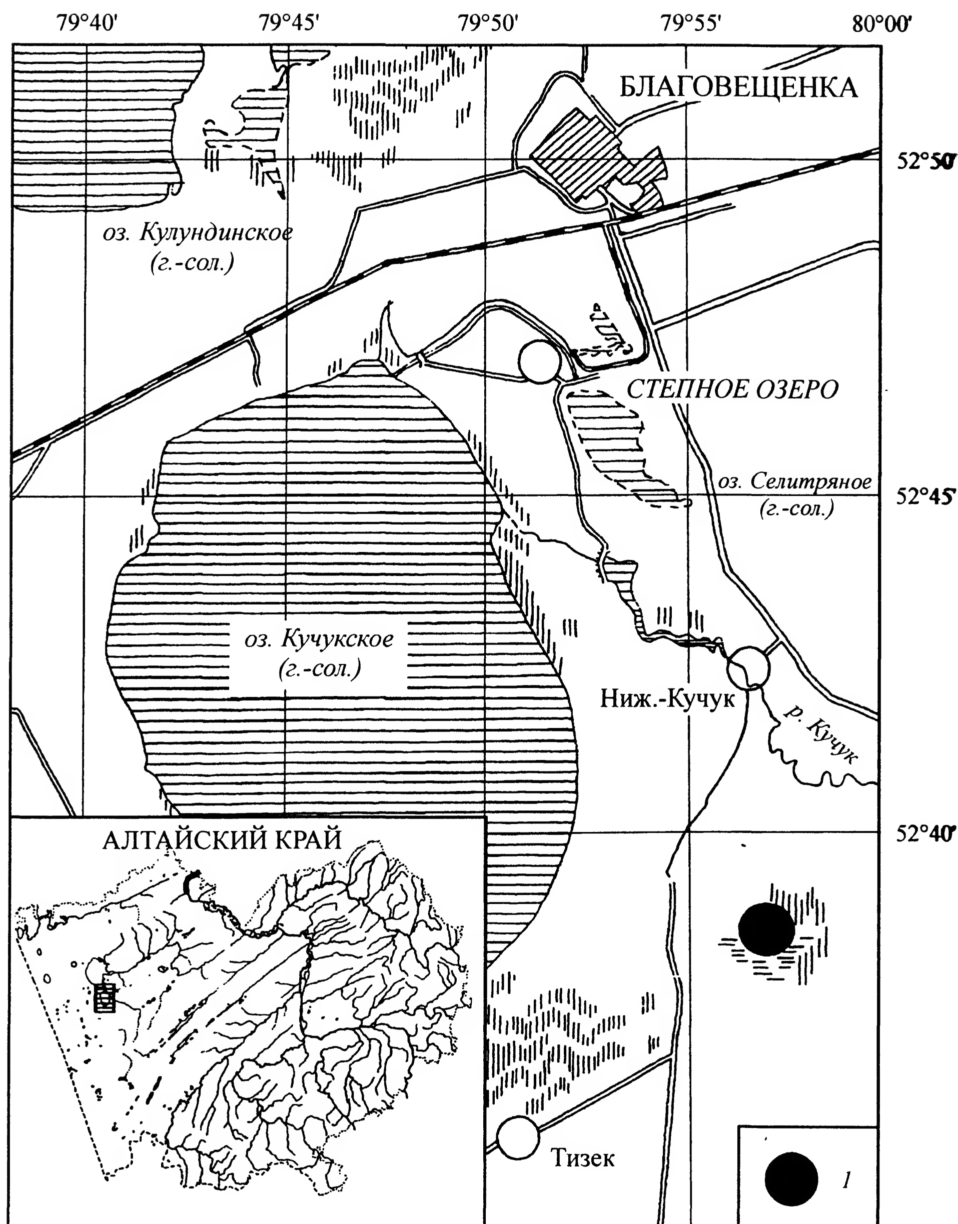


Рис. 3. Картосхема района исследования в Алтайском крае.

1 — место сбора *M. strigosa.*

достаточно трудно оценить, была ли марсилия «пропущена» известным ботаником или появилась здесь описанным способом несколько позднее.

Учитывая то и другое, однозначный вывод о марсилии щетинистой как алло- или автохтонном (реликтовом) элементе флоры Центральной Кулунды сделать трудно. По мнению Иванова (1972), в междуречье рек Волги и Урала (Северный Прикаспий) марсилии, будучи связанными со средиземноморскими популяциями, проникли с запада не ранее голоцена. Согласно этому, экспансия *M. strigosa* осуществлялась в направлении с запада на восток, и, вероятно, нынешних, северо-восточных границ

распространения вид достиг относительно недавно, сформировав, помимо того, обширнейший анклав.

Субсредиземноморский ареал вида этого космополитного тропикогенного рода может указывать на реликтовый характер находки. Так или иначе, гипотетическую историю вида целесообразно специально обсудить за рамками настоящей статьи.

Горько-соленое Кучукское оз., в окрестностях которого была обнаружена марсилия, окружено узким кольцом целины и располагается в центральной части Кулундинской равнины. На сей день естественная флора и растительность Кулунды настолько антропогенно трансформирована, что по современным представлениям (Бурда, 1991) являет собой лишь совокупность флор-изолят. Естественно, что и существование марсилии щетинистой — единственного папоротника в Кулундинской степи, весьма зыбко. Обнаруженная популяция постоянно находится под гнетом хозяйственного освоения занимаемой ею территории: лог — одно из немногих сенокосных угодий, использование которого в июле чередуется с интенсивным выпасом скота, продолжающимся вплоть до октября. В целях сохранения этого редчайшего реликтового вида в естественных условиях необходимо скорейшее создание ботанического заказника или памятника природы.

В связи с описанной флористической находкой рекомендуется включить марсилию щетинистую в Красную книгу России с адекватным изменением в статусе, а также дополнить этим видом следующее издание регионального списка растений, охраняемых в Алтайском крае (Красная..., 1998).

Упомянутые гербарные образцы переданы для хранения в Гербарий Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), дубликаты осеннего сбора переданы в Гербарий им. М. Г. Попова (NSK) (ЦСБС СО РАН, г. Новосибирск) и объединенный Гербарий АГУ и ЮСБС (г. Барнаул) (SSBG). Латинские названия растений даны по С. К. Черепанову (1995), русская транслитерация родового эпитета, приводящаяся в отечественной литературе двояко (марсилия = марсилея), принята по А. И. Шмакову (1999).

Благодарности

Автор выражает благодарность проф. А. Н. Куприянову за постоянно оказываемую им помощь и поддержку; проф. Л. И. Малышеву, просмотревшему сборы и оказавшему содействие в подготовке статьи; проф. А. И. Шмакову и Н. А. Усик за предоставленные гербарные, электронные и литературные материалы. Также признателен проф. Г. А. Пешковой и Е. А. Мунгалову за ценные замечания относительно рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аскеров А. М. Pteridophyta Азербайджана // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 7. С. 1022—1030.

Аскеров А. М. Редкие и исчезающие виды папоротникообразных растений Азербайджана и их охрана // Бюл. ГБС. 1981. Вып. 122. С. 85—90.

Аскеров А. М. Редкие папоротники Кавказа и их охрана // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 6. С. 839.

Бобров А. Е. Порядок *Marsileales* // Флора европейской части СССР / Под ред. Ан. А. Федорова. Л., 1974. Т. 1. С. 97—98.

Бурда Р. И. Антропогенная трансформация флоры. Киев, 1991. 168 с.

Введенский А. И., Пучкова Е. Г. Сем. *Marsileaceae* — Марсилеевые // Определитель растений Средней Азии / Под ред. С. С. Ковалевской. Ташкент, 1968. Т. 1. С. 18.

Дурникин Д. А. Конспект флоры озер Кулунды // Флора и растительность Алтая: Тр. Южно-Сибирского бот. сада. Барнаул, 2001. Т. 6. Вып. 1. С. 32—49.

Золотов Д. В., Силантьева М. М. Конспект флоры высших сосудистых растений // Река Барнаулка: экология, флора и фауна бассейна. Барнаул, 2000. С. 61—118.

Иванов В. В. Находки папоротников на крайнем юго-востоке европейской части СССР // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1972. № 6. С. 62—67.

Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений / Под ред. Р. В. Камелина. Барнаул, 1998. 306 с.

Красноборов И. М. Семейство *Marsileaceae* — Марсилиевые // Флора Сибири. (*Lycopodiaceae — Hydrocharitaceae*). Новосибирск, 1988. Т. 1. С. 75.

Крылов П. Н. Флора Алтая и Томской губернии. Томск, 1901. Т. I. С. I—XII.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1927. Вып. 1. С. 47—48.

Кудряшова Г. Л. Конспект видов папоротников (*Polypodiophyta*) с Кавказа // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 7. С. 149.

Левина Ф. Я. К вопросу о генезисе луговой флоры и растительности юго-востока Европейской равнины // Бот. журн. 1955. Т. 40. № 4. С. 588.

Маевский П. Ф. Флора Средней России. Иллюстрированное руководство к определению среднерусских семенных и сосудистых споровых растений. Изд. 3-е / Под ред. Б. А. Федченко. М., 1902. С. 663.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. Иллюстрированное руководство к определению семенных и сосудистых споровых растений. Изд. 7-е / Под ред. В. Л. Комарова. М.; Л., 1940. С. 47.

Маслова О. М., Хрусталева И. А. Некоторые сведения о распространении папоротников в Алтайском крае // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул, 2001. Вып. 7. С. 125—128.

Махлин М. Д., Сурова Т. Д. Семейство марсилеевые (*Marsileaceae*) // Жизнь растений / Гл. ред. Ал. А. Федоров. Т. 4. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения / Под ред. И. В. Грушвицкого и С. Г. Жилина. М., 1978. С. 242—248.

Павлов Н. В. Сем. марсилиевые // Флора Казахстана. Алма-Ата, 1956. Т. I. С. 54—55.

Станков С. С., Талиев В. И. Определитель высших растений европейской части СССР. М., 1949. С. 91.

Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л., 1954. С. 120, 164.

Федченко Б. А. Растительность Туркестана. (Иллюстрированное пособие для определения растений дикорастущих в Туркестанском крае и Киргизских степях). Пг., 1915. С. 18.

Федченко Б. А., Флеров А. Ф. Иллюстрированный определитель растений Сибири. Папоротникообразные (*Pteridophyta*). СПб., 1909. Вып. 1. С. 40—41.

Федченко Б. А., Флеров А. Ф. Флора Европейской России. Иллюстрированный определитель дикорастущих растений Европейской России и Крыма. СПб., 1910. С. 21—22.

Федченко О. А., Федченко Б. А. Перечень растений Туркестана и Киргизского края. I. Папоротникообразные. Голосемянные. Однодольные: *Typhaceae — Eriocaulonaceae* // Тр. ГБС. 1924. Т. 38. Вып. 1. С. 28.

Фомин А. В. Сем. марсилиевые — *Marsileaceae* // Флора СССР. Л., 1934. Т. 1. С. 91—92.

Хрусталева И. А. Конспект флоры Кулунды // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул, 2000. Вып. 6. С. 58—93.

Цвелёв Н. Н. Марсилея щетинистая — *Marsilea strigosa* Willd. // Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. С. 475—476.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Шмаков А. И. Конспект папоротников Алтая, Тянь-Шаня и Семиречья // Флора и растительность Алтая: Тр. Южно-Сибирского бот. сада. Барнаул, 1995. С. 38.

Шмаков А. И. Определитель папоротников России. Барнаул, 1999. С. 28—29.

Flora Europaea. Cambridge, 1964. Vol. 1. P. 23—24.

Casper S. J., Krausch. H.-D. Familie *Mmarsileaceae* // Süßwasserflora von Mitteleurора / H. Ettl, J. Gerloff, H. Heynig. Jena, 1980. Bd 23: *Pteridophyta* and *Anthophyta*. T. 1: *Lycopodiaceae* bis *Orchidaceae*. S. 64—72.

SUMMARY

A new fern for the flora of Siberia, *Marsilea strigosa* Willd., was collected in July, 2001 in Altay Territory. *M. strigosa* is a relict species with large disjunctions in its distribution range. The most records are known from the northern areas of Middle Asia and Kazakhstan, close to the south-eastern borders of the European Russia and the south-western borders of Siberia. Data on the species distribution and records in Russia (Lower Volga) are discussed. Measures for preservation of *M. strigosa* in its natural locality are offered, namely an establishment of a botanical reserve or a nature monument.

УДК 581.9(470.32) Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 7

© В. А. Агафонов

О НОВЫХ И РЕДКИХ ВИДАХ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ ЮГО-ВОСТОКА ЦЕНТРАЛЬНОГО ЧЕРНОЗЕМЬЯ

V. A. AGAFONOV. ON NEW AND RARE SPECIES OF FLOWERING PLANTS IN THE SOUTH-EASTERN CENTRAL CHERNOZEM REGION

Воронежский государственный университет
394693 Воронеж, Университетская пл., 1
E-mail: Agaphonov@mail.ru
Поступила 26.06.2002

Приводятся сведения о 5 новых и редких видах цветковых растений во флоре Центрального Черноземья. Впервые для этого региона указывается *Camphorosma songorica*, предложена новая комбинация в ранге вида *Psathyrostachys desertorum* (Kar. et Kir.) Agafonov comb. nov.
Ключевые слова: Центральное Черноземье, флористические находки, *Psathyrostachys desertorum* (Kar. et Kir.) Agafonov comb. nov.

Экспедиционные исследования, проведенные нами в 2001 г. в Воронежской обл., позволили выявить местонахождение редких для региона видов, литературные данные о которых не были подтверждены документально, 2 оказались новыми для этой области. В результате изучения популяций *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski s. l. на территории области мы пришли к выводу, что популяции с коротковолосистыми нижними цветковыми чешуями, заслуживают выделения в особый вид. Гербарные образцы приведенных ниже видов хранятся в гербарии кафедры биологии и экологии растений Воронежского государственного ун-та (VOR).

Psathyrostachys desertorum (Kar. et Kir.) Agafonov comb. nov. (= *Elymus desertorum* Kar. et Kir. 1841, Bull. Soc. Nat. Moskow, 1 : 45). — Заносные экземпляры данного вида неоднократно собирались нами в г. Воронеже: Коминтерновский р-н, ул. Беговая, на газоне у автодороги, 5 VIII 1997, В. Агафонов; Железнодорожный р-н, ул. 25 января, у автодороги, 7 VI 1998, Т. Павловская, В. Агафонов; Московский пр., газон на выезде из города, VI 1997, В. Агафонов; Северный микрорайон, около спортплощадки школы № 87, 21 V 1997, В. Агафонов. Массовое произрастание особей вида отмечено нами и в естественных условиях на юге Воронежской обл.: Кантемировский р-н, окрестности с. Волоконовка, подножие мелового склона, 3 VI 1997, В. Агафонов (VOR, LE). Отметим, что помимо обнаруженного естественного местообитания на мелах, которые особенно предпочитает *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski s. str. (Цвелёв, 1976), собранные нами заносные экземпляры *P. desertorum* произрастали на песчаной и супесчаной почве, в одном местонахождении вид был собран на глинистой почве, что преимущественно характерно для близкого вида — *P. hyalantha* (Rupr.) Tzvelev (*P. juncea* (Fisch.) Nevski subsp. *hyalantha* (Rupr.) Tzvelev). Найденные нами образцы *P. desertorum* имеют выдержанные, промежуточные между *P. juncea* и *P. hyalantha* признаки и, на наш взгляд, являются особым видом. От *P. hyalantha* он отличается менее ломкими в сухом состоянии колосьями и шероховатыми, а не обильно волосистыми стеблями под колосьями. От *P. juncea* s. str. он отличается более или менее коротковолосистыми нижними цветковыми, а отчасти и колосковыми чешуями. Вполне вероятно, что *P. desertorum* является результатом гибридизации *P. juncea* × *P. hyalantha*. Стоит отметить, что в г. Воронеже был зарегистрирован и занос *P. juncea* s. str.: ул. Хользунова, у столба на обочине дороги, 2 VI 1993, Г. Барабаш, Г. Камаева.

Camphorosma songorica Bunge. — Пустынно-степной галофит, впервые указывается для территории Центрального Черноземья: Воронежская обл., Поворинский р-н, окрестности с. Байчурово, на солончаковой почве, 11 VIII 2001, В. Агафонов. Ранее этот вид как редкий указывался для Самарской, Саратовской и Волгоградской

областей (Маевский, 1964), по данным А. П. Сухорукова (1999), в Самарской и Саратовской областях он в последнее время не отмечался. Обнаруженное нами его местонахождение является наиболее северо-западным на территории Европейской России. По имеющимся в литературе сведениям (Флора..., 1984), ближайшее местонахождение *C. songorica* известно из низовий Дона. Обнаруженное нами местонахождение носит реликтовый характер. Вид проник на территорию региона в атлантический период голоцена вместе с другими пустынно-степными и лугово-степными галофитами, такими как *Crypsis aculeata* (L.) Ait., *Puccinellia bilykiana* Klok., *P. gigantea* (Grossh.) Grossh., *Petrosimonia triandra* (Pall.) Simonk., *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Salicornia perennans* Willd., *Suaeda prostrata* Pall., *Glaux maritima* L., *Halimione pedunculata* (L.) Aell., *Plantago tenuiflora* Waldst. et Kit., которые встречаются на обширных комплексах засоленных почв Поворинского р-на в окрестностях сел Байчурово, Вихляевка, Каменка и Мазурка близ северной границы своего ареала.

Taeniopetalum arenarium (Waldst. et Kit.) V. Tichomirov (= *Peucedanum arenarium* Waldst. et Kit.; *P. borysthenicum* Klok. ex Schischk.) — Воронежская обл., Петропавловский р-н, окрестности с. Березняги, незадернованные пески, 13 VIII 2001, В. Агафонов. Ранее этот редкий псаммофильный вид указывался для Бобровского и Петропавловского районов Воронежской обл. (Камышев, 1978), однако документальных подтверждений произрастания его на территории области и конкретных местонахождений до настоящего времени не было известно (Агафонов, 2000). Пока это, вероятно, только одно из достоверных известных местонахождений *T. arenarium* в Центральном Черноземье.

Asperula danilewskiana Basin. (= *A. laevissima* Klok.) — Воронежская обл., Петропавловский р-н, окрестности с. Березняги, незадернованные пески, 13 VIII 2001, В. Агафонов. Это псаммофильное растение отмечалось только в Богучарском р-не Воронежской обл. как очень редкое (Камышев, 1978), но документального подтверждения этого указания нам найти не удалось. Современные сведения о распространении вида в регионе отсутствуют, но есть данные о произрастании его на песках в Европейской России южнее и юго-восточнее обнаруженного нами местонахождения (Победимова, 1978).

Plantago dubia L. (= *P. lanceolata* subsp. *lanuginosa* (Bast.) Arcang.) — Воронежская обл., Богучарский р-н, окрестности с. Кравцово, нарушенный степной участок около автотрассы, 14 VIII 2001, В. Негробов, В. Агафонов, Н. Хлызова. Определил Н. Н. Цвелёв. Собранные нами образцы являются не типичными экземплярами этого вида, а переходными к *P. lanceolata* L. s. str., что характерно для большей части его популяций с европейской территории России (Цвелёв, 1981).

Благодарности

Автор благодарит Н. Н. Цвелёва за ценные советы и помощь в работе, В. М. Виноградову за проверку гербария зонтичных.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Министерства образования РФ по фундаментальным исследованиям в области естественных наук (№ Е00-6.0-221).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агафонов В. А. Псаммофильная флора Воронежской области // Вестник ВГУ. 2000. № 6. Сер. химия, биология. С. 169—177.

Камышев Н. С. Флора Центрального Черноземья и ее анализ. Воронеж, 1978. 116 с.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. Л., 1964. 880 с.

Победимова Е. Г. Род *Asperula* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1978. Т. 3. С. 99.

Сухоруков А. П. Маревые Средней России. М., 1999. 35 с.

Флора Нижнего Дона. Ч. 1 / Под ред. Г. М. Зозулина, В. В. Федяевой. Ростов-на-Дону, 1984. С. 99.
Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л. 1976. 788 с.
Цвелёв Н. Н. Род *Plantago* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1981. Т. 5. С. 354.

SUMMARY

The paper provides information on five new and rare species of flowering plants found in the Central Black Soil Region. *Camphorosma songorica* Bunge has been recorded for the first time; the new combination *Psathyrostachys desertorum* (Kar. et Kir.) Agafonov (*Elymus desertorum* Kar. et Kir.) has been suggested.

УДК 582.951.6 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 7

© Т. Н. Попова,[1] С. В. Бондаренко[2]

О НАХОДКЕ *SCROPHULARIA LATERIFLORA* (*SCROPHULARIACEAE*) НА ЗАПАДНОМ КАВКАЗЕ

T. N. POPOVA, S. V. BONDARENKO. A NEW RECORD OF *SCROPHULARIA LATERIFLORA* (*SCROPHULARIACEAE*) IN THE WESTERN CAUCASUS

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
[2] Эколого-ботаническая станция, Пятигорск
E-mail: bota-nik@inbox.ru
Поступила 17.01.2003

На Западном Кавказе обнаружено первое местонахождение *Scrophularia lateriflora* (река Курджипс, бассейн реки Кубани), расположенное на северо-западной границе ареала этого эндемичного кавказского вида. Описаны условия произрастания вида и приведены данные об его ареале.
Ключевые слова: *Scrophularia lateriflora*, флористическая находка, Западный Кавказ, бассейн р. Кубань, Гуамское ущелье.

В июле 2002 г. нами с целью изучения флоры был обследован северный макросклон Западного Кавказа (ЗК) в пределах Северского, Горяче-Ключевского и Апшеронского районов Краснодарского края. Во время очередного маршрута в Гуамском ущелье был обнаружен *Scrophularia lateriflora* Trautv.

Гуамское ущелье расположено на северной окраине Лагонакского нагорья между поселками Гуамка и Мезмай Апшеронского р-на. Оно образовано восточным склоном Лагонакского хр. и западным — Гуамского. Представляет собой теснину в среднем течении р. Курджипс (левый приток р. Белой, бассейн р. Кубань). Высота бортов ущелья, образующих почти отвесные стены и сложенных юрскими известняками и доломитами, составляет 100—200 м. В ущелье много ручьев, большая влажность, по склонам стекает вода. Высота — 600—900 м над ур. м.

Детальному обследованию был подвергнут левый борт ущелья, где расположена недействующая узкоколейная железная дорога, поросшая сорными растениями, в том числе *Galinsoga parviflora* Cav. Основной тип растительности — широколиственный лес из *Carpinus caucasica* Grossh., *Fagus orientalis* Lipsky, *Quercus petraea* L. ex Liebl., *Taxus baccata* L. и других пород с подлеском из *Buxus colchica* Pojark. (обильно), *Hedera colchica* (C. Koch) C. Koch, *Ligustrum vulgare* L., *Salix kusnetzovii* Laksch. ex Goerz, *Staphylea colchica* Stev. (обильно) и др. В травянистом ярусе обычны *Angelica sylvestris* L., *Festuca drymeja* Mert. et Koch, *Paris incompleta* Bieb., *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm., *Salvia glutinosa* L., *Sanicula europaea* L. Таким образом, растительный покров ущелья имеет много общего с растительностью Западного Закавказья и является рефугиумом третичной флоры и растительности на северном макросклоне Западного Кавказа, нуждающимся в специальной охране.

S. lateriflora растет на влажных отвесных скалах в затененных местах. На уступах и в расщелинах скал встречаются также *Campanula alliariifolia* Willd., *Cerastium davuricum* Fisch. ex Spreng., *Galium valantioides* Bieb., *Minuartia buschiana* Schischk.,

Saxifraga cymbalaria L., *Sedum stoloniferum* S. G. Gmel., *Thalictrum triternatum* Rupr., *Valeriana alliariifolia* Adams, *V. jelenevskyi* P. Smirn., *Woodsia fragilis* (Trev.) Moore и др. Популяция *S. lateriflora* многочисленна. Растения не угнетенные. Наблюдается обильное плодоношение, что подтверждает наличие благоприятных экологических условий для вида, который по существу является представителем закавказской флоры.

Ближайшее к обнаруженному нами местонахождение этого вида — известняковые скалы (ущелье Ахцу) в теснине р. Мзымты (сборы В. Штейпа 1924 г. LE!). В июле 1944 г. В. Л. Комаров и Н. В. Комарова собрали его между Гаграми и Сочи. В 1986 г. Е. В. Мордак был собран экземпляр *S. lateriflora* (№ 2077) также из Адлерского р-на Большого Сочи со скал ущелья Ахцу (правый берег р. Мзымты). Большинство сборов *S. lateriflora* имеется из южного Дагестана и Центрального Закавказья.

По северному макросклону Кавказа, кроме Дагестана, имеется всего 1 экземпляр (№ 245), собранный Н. И. Кузнецовым 6 VII 1889 г. во время экспедиции на Кавказ по поручению Императорского Русского Географического Общества. Вид был обнаружен в Чечне на скалах в лесной полосе между Кора и Даем. Это самый близкий к месту нашей находки известный пункт произрастания *S. lateriflora* на Северном Кавказе, подтвержденный доступным для нас гербарным материалом.

В определителе растений И. С. Косенко (1970) этот вид для Северо-Западного Кавказа не указан. А. А. Гроссгейм (1949) и А. И. Галушко (1980) приводят его для Западного Закавказья и Дагестана. Указание *S. lateriflora* (Кемулария-Натадзе, 1967, карта 541; Галушко, 1980) для Ставропольского р-на (Телиомское) В. Г. Танфильев и В. Н. Кононов (1987) предполагали ошибочным. Вид описан из Западного Закавказья (Имеретия — typus: «pr. Muri. Radde. [18]61» — LE!), относится к эндемикам Кавказа (Горшкова, 1955).

З. И. Гвинианидзе и М. Ш. Хуцишвили (1999) указывают *S. lateriflora* для Сванетии, Мтиулетии, Хевсуретии и Кахетии, однако гербарных материалов из этих районов в LE не имеется.

В обработке рода *Scrophularia* для «Конспекта флоры Кавказа» (Меницкий, Попова, 1998) охарактеризовано распространение этого эндемичного вида, свойственного горным районам Восточного Кавказа, а также Центрального и Западного Закавказья, но вид не приводился для Западного Кавказа, в том числе и для Бело-Лабинского флористического района Западного Кавказа (по районированию Ю. Л. Меницкого (1986, 1991)), к которому относится наша находка. Таким образом, обнаруженное нами местонахождение *S. lateriflora* расположено на северо-западной границе ареала этого вида. Гербарные образцы находятся в Кавказском секторе Гербария БИН РАН (LE).

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49788).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Ростов-на-Дону, 1980. Т. 3. 327 с.

Гвинианидзе З. И., Хуцишвили М. Ш. *Scrophularia* // Флора Грузии. Тбилиси, 1999. Т. 12. С. 91—114.

Горшкова С. Г. Норичник — *Scrophularia* L. // Флора СССР. М.; Л. 1955. Т. 22. С. 229—308.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 747 с.

Кемулария-Натадзе Л. М. // А. А. Гроссгейм. Флора Кавказа. 2-е изд. Л., 1967. Т. 7. С. 486—499.

Косенко И. С. Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М., 1970. 614 с.

Меницкий Ю. Л. Обзор видов рода *Thymus* L. (*Lamiaceae*) флоры Кавказа // Новости сист. высш. раст. Л., 1986. Т. 23. С. 117—142.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Меницкий Ю. Л., Попова Т. Н. Конспект видов рода *Scrophularia* (*Scrophulariaceae*) Кавказа // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 5. С. 96—106.

Танфильев В. Г., Кононов В. Н. Каталог дикорастущих растений Ставропольского края. Ставрополь, 1987. 114 с.

SUMMARY

A new locality of *Scrophularia lateriflora* Trautv. (*Scrophulariaceae*) is found in the Western Caucasus (Belo-Zabinsky floristic region, according g. Menitsky, 1991): the Kurdjips River (basin of the Kuban River), making the north-western limit of the range of this endemic caucasian species. The habitat conditions are described, and data on the species distribution range are given.

УДК 581.9(479) Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 7

© Н. Н. Портениер

ДОПОЛНЕНИЯ К ФЛОРЕ ЗАПАДНОГО ЗАКАВКАЗЬЯ

N. N. PORTENIER. ADDITIONS TO THE FLORA OF THE WESTERN TRANSCAUCASIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812)234-45-12
e-mail: portenie@herb.bin.ras.spb.ru
Поступила 10.01.2003

Сообщается о нахождении в регионах Западного Закавказья, относящихся к Российской Федерации, 16 видов покрытосеменных растений. О произрастании здесь многих их них (*Rorippa amphibia*, *Spiraea hypericifolia*, *Cervaria aegopodioides*, *Cirsium dealbatum* и др.) достоверных данных до сих пор не было; *Nigella damascena*, *Spergularia rubra*, *Astragalus falcatus*, *Laserpitium stevenii*, *Euphrasia ossica*, *Orobanche alsatica*, *O. ramosa*, *Thymus helendzhicus*, *Sparganium emersum* приводятся впервые для этого региона, *Hydrocotyle ramiflora* — впервые для территории России, для некоторых редких в Западном Закавказье видов (*Orobanche purpurea*, *Sieglingia decumbens* и др.) указываются новые местонахождения.
Ключевые слова: покрытосеменные растения, Западное Закавказье, флористические находки.

В результате полевых флористических исследований Российского Западного Закавказья, проводимых Ботаническим ин-том им. В. Л. Комарова (БИН) РАН совместно с Сочинским отделением Русского географического общества (РГО), Кавказским государственным природным биосферным заповедником и Сочинским национальным парком, обнаружены новые местонахождения редких видов, многие из которых ранее не приводились для этого региона, а в отношении других не было достоверных данных о произрастании их здесь. О наиболее интересных находках и сообщается в этой статье. Кроме того, в данной статье нашли отражение некоторые новые и интересные факты, полученные при обработке отдельных таксонов для создаваемого «Конспекта флоры Российского Западного Закавказья» и просмотре гербарных фондов Кавказского сектора БИН (LE).

Флористические районы Кавказа приняты согласно районированию, разработанному А. Л. Тахтаджяном и Ю. Л. Меницким (Меницкий, 1991а). Все цитируемые гербарные материалы собраны на территории Туапсе-Адлерского флористического района (Российское Западное Закавказье) и хранятся в Кавказском секторе Гербания БИН РАН (LE), дублеты некоторых сборов имеются в Музее истории Хостинского р-на г. Сочи и в Гербарии Кавказского заповедника в Адлере.

Ranunculaceae

Nigella damascena L. — Лазаревский р-н Сочи, р. Псезуапсе, селение Марьино, у дороги, 19 VII 1994, И. Балобанова, А. Солодько. Этот преимущественно средиземноморский вид на Кавказе редок, для изучаемой части Западного Закавказья приводится впервые, не известен в Абхазии, но довольно часто встречается в Северо-Западном Закавказье.

Caryophyllaceae

Spergularia rubra (L.) J. et C. Presl — Лазаревский р-н Сочи, верховье бассейна р. Псезуапсе, гребень Главного Кавказского хр. на участке между скалой Хожаш и Грачевским перевалом, урочище Хакуч, по дороге к горе 1553 (отметка ее абсолютной высоты на крупномасштабной туристической карте), в колее и на обочине дороги вместе с *Scleranthus annuus* L., alt. ca. 1500 m. s. m., 28 VII 2002, Н. Портениер. Для Туапсе-Адлерского флористического района приводится впервые. Широко распространенный сорный вид, но на Кавказе довольно редок. Так, в Кавказском секторе Гербария БИН он представлен всего 3 сборами (Дербент, Ленкорань, Зугдиди). И. С. Косенко (1970) приводит этот вид (sub nom. *S. campestris* (L.) Aschers.) для окрестностей Анапы и Краснодара, но нахождение в районе Анапы А. С. Зерновым (2000, 2002) не подтверждается. Относительно недавно *Spergularia rubra* найден в Абхазии, на приморской низменности в окрестностях с. Члоу (Колаковский и др., 1995). Таким образом, обнаруженное мною местонахождение довольно далеко отстоит от ближайших ранее известных мест обитания этого вида, кроме того следует отметить, что здесь *Spergularia rubra* произрастает хотя и в сниженном, но субальпийском поясе, по верхней границе леса, тогда как в остальных районах Кавказа известен только из низменных территорий и предгорий.

Brassicaceae

Rorippa amphibia (L.) Bess. — Приморская низменность между устьями рек Мзымта и Псоу, в протоке канала, 7 VIII 1999, Н. Портениер, А. Солодько. Этот преимущественно евро-сибирский (с обширным вторичным распространением) вид на Кавказе, вероятно, довольно редок и достоверно известен из нескольких мест в Предкавказье и Армении, но указывается для большинства районов Северного Кавказа А. И. Галушко (1980), на которого ссылается и В. И. Дорофеев (1998). Относительно указаний Галушко следует заметить, что сам он занимался изучением в основном центральной и восточной частей Северного Кавказа и его указания о нахождении многих видов в Туапсе-Адлерском районе (этот район включен во второй и третий тома «Флоры Северного Кавказа») очень часто не имеют никаких фактических оснований, и требуют проверки и подтверждения. О недостаточном знании им флоры Российского Западного Закавказья свидетельствует и то, что очень большое число довольно обычных здесь видов, широко представленных гербарными сборами и указаниями предыдущих исследователей, во «Флоре Северного Кавказа» для этого района не приводятся, например, *Rhododendron ponticum* L., *Vaccinium arctostaphylos* L., *Ribes alpinum* L., *Philadelphus caucasicus* Koehne и многие другие.

Fabaceae

Astragalus falcatus Lam. — Адлерский р-н Сочи, хр. Аибга, между Первым и Вторым Балаганами, крутой склон юго-западной экспозиции, субальпийский луг по верхней границе леса, alt. ca. 1800 m. s. m., 2 VII 2002, Н. Портениер. На территории Российского Западного Закавказья этот вид найден впервые. На Северном Кавказе *A. falcatus* является обычным, особенно в его центральной и восточной частях, западнее он становится редок и для территории Кавказского заповедника не приводится (Семагина, 1999); в Западном Закавказье этот вид до сих пор был известен только с Бзыбского хр. (Колаковский, 1985).

Ареал *A. falcatus* охватывает степные и лесостепные районы восточной части Восточной Европы и западной части Западной Сибири, Кавказ и Северо-Восточную Турцию. Типизация ареала данного вида вызывает затруднения. Так, ни А. А. Гроссгейм (1952), ни А. А. Колаковский (1985) не смогли найти ему место в своих классификационных системах ареалов, а D. F. Chamberlain и V. A. Matthews (1970) во «Flora of Turkey...» относят этот вид к эвксинскому (горному) географическому

элементу, что представляется ошибочным. Общий характер современного распространения *A. falcatus* позволяет предположить, что это, вероятно, лесостепной вид. Возможно его формирование связано с горными степями, а местонахождения в Западном Закавказье, равно как и в Северо-Восточной Анатолии, скорее всего реликтовые, свидетельствующие о его более широком распространении, по крайней мере, во время послеледникового оптимума голоцена, а может быть и в более ранние периоды. В Северо-Восточной Анатолии *A. falcatus* обитает на лугах и под пологом *Pinus sylvestris* L. на абсолютных высотах 1600—2100 м над ур. м. (Chamberlain, Matthews, 1970), в Западном Закавказье обитание этого вида также приурочено к верхней границе лесного пояса, тогда как на Северном Кавказе он более обычен в аридных среднегорьях. Интересно отметить, что на хр. Аибга вместе с *A. falcatus* произрастают такие редкие в Западном Закавказье, относительно ксерофильные виды, как *Berberis vulgaris* L. и *Spiraea hypericifolia* L. Эти 3 вида являются здесь представителями, скорее всего, одной исторической свиты флоры. Попутно отмечу, что достоверных материалов о нахождении *Spiraea hypericifolia* на территории Сочи до сих пор не было, поэтому процитирую этикетку гербарного сбора: «Адлерский район Сочи, хребет Аибга, между Первым и Вторым Балаганами, крутой склон юго-западной экспозиции, скальные обнажения по верхней границе леса, alt. ca. 1800 m. s. m., 2 VII 2002, Н. Портениер».

Apiaceae

Cervaria aegopodioides (Boiss.) Pimenov (*Physospermum aegopodioides* Boiss., *Peucedanum aegopodioides* (Boiss.) Vandas, *P. latifolium* auct. non (Bieb.) DC.) — Адлерский р-н Сочи, близ селения Аибга, надпойменная терраса р. Псоу, 700 м над ур. м., 27 VIII 1999, Н. Портениер. Редкий восточно-субсредиземноморский вид, на Кавказе известен пока только из западной части Большого Кавказа: бассейн р. Белой (Пименов, 1982), Туапсинский р-н (Зернов, 2000), Абхазия (Меницкий, 1991б). Для территории Большого Сочи приводится впервые.

Hydrocotyle ramiflora Maxim. — Краснодарский край, ущелье р. Восточный Дагомыс, 5 км от пос. Барановка, 28 IX 1993, Е. Минаева. Заносный восточно-азиатский вид, для территории России ранее не приводился. На Кавказе встречается также в Абхазии и Южном Закавказье.

Laserpitium stevenii Fisch. et Trautv. — Верховье р. Мзымты, окрестности оз. Кардывач, южные склоны горы Лоюб, зарастающая каменистая осыпь выше субальпийского криволесья, на склоне 30° южной экспозиции, 2100 м над ур. м., 23 VIII 1996, Н. Портениер. Эндемик западной части Большого Кавказа, редкий вид, но как справедливо отмечали М. Г. Пименов и В. Г. Онипченко (1999), имеет более широкое распространение, чем считалось ранее. До сих пор в литературе этот вид не приводится ни для Кавказского заповедника (Семагина, 1999), ни для Туапсе-Адлерского флористического района, тогда как процитированный выше гербарный материал практически лишь дублирует имеющийся в БИНе гербарный сбор В. Н. Альпер: «...Гора бл. оз. Кардывач, южный склон, на лугу, 14 VII 1940, Э. Альпер» (на этикетках В. Н. Альпер часто подписывалась Э. Альпер).

Scrophulariaceae

Euphrasia ossica Juz. — Верховье р. Мзымты, окрестности оз. Кардывач, южные склоны горы Лоюб, альпийский луг, 2700 м над ур. м., 24 VIII 1966, Н. Портениер; горный массив Чугуш, выше урочища Османова Поляна, водораздел рек Березовая и Ачипсе, альпийский луг, 2700 м над ур. м., 16 VIII 2001, он же. Для Туапсе-Адлерского района ранее не приводился, но, вероятно, растения именно этого вида ошибочно приняты за *E. petiolaris* Wettst. как во «Флоре Кавказского... заповедника» (Семагина, 1999), так и во «Флоре Абхазии» (Колаковский, 1985). Местонахождение на горе Чугуш является пока крайней западной точкой распространения этого

высокогорного, преимущественно кавказского вида, но скорее всего он встречается и западнее, на Фишт-Оштенском горном массиве.

Orobanchaceae

Orobanche alsatica Kirschl. — Лазаревский р-н Сочи, вершина горы Большой Псеушхо, луг. 18 VI 1993, А. Солодько. Этот вид, имеющий западнопалеарктическое распространение, для Туапсе-Адлерского района ранее не приводился, пока нет данных о нахождении его в Северо-Западном Закавказье и Абхазии.

Orobanche purpurea Jacq. — Адлерский р-н Сочи, хр. Аишха, урочище Аишха-2, субальпийский луг на южном склоне (на *Anthemis melanoloma* Trautv.), 1850 м над ур. м., 3 VIII 2001, Н. Портениер. Этот вид, имеющий западно-палеарктическое распространение, в Северо-Западном и Западном Закавказье весьма редок. Так, А. С. Зерновым (2000, 2002) *Orobanche purpurea* не приводится для Северо-Западного Закавказья, но в БИНе есть гербарный сбор из этого района: «Черноморская губ. Геленджик, 1909, В. Обрезкова»; для Туапсе-Адлерского района этот вид до сих пор был известен также только по одному гербарному сбору из окрестностей пос. Лазаревское; относительно недавно *Orobanche purpurea* найден в Абхазии, в окрестностях Бзыбской крепости (Колаковский и др., 1995). Интересно отметить, что на хр. Аишха *Orobanche purpurea* обитает в субальпийском поясе, тогда как все остальные из выше приведенных местообитаний приурочены к нижнему лесному поясу.

Orobanche ramosa L. — Лазаревский р-н Сочи, ж.-д. платформа Маяк, приморский склон, 22 V 1993, А. Солодько. Этот европейский вид для Туапсе-Адлерского района приводится впервые.

Lamiaceae

Thymus helendzhicus Klok. et Shost. — Лазаревский р-н Сочи, скальные обнажения известняков правого борта ущелья р. Аше близ аула Калэж, 100 м над ур. м., 2 VII 2000, Н. Портениер. Для Западного Закавказья этот вид ранее не приводился и был известен как локальный эндемик Северо-Западного Закавказья: Новороссийск, хр. Маркотх, Архипо-Осиповка, Джубга (Меницкий, 1986, 1992). Обнаруженное местонахождение является крайней южной точкой ареала этого микровида из *T. tauricus* Klok. et Shost. aggr. Ареал *T. tauricus* s. l. дизъюнктивный, во многих районах явно реликтовый. *T. tauricus* s. str. — эндемик Крыма, *T. ladjanuricus* Kem.-Nath. — эндемик бассейна р. Ладжанури (правый приток р. Риони), *T. majkopiensis* Klok. et Shost. — эндемик западной части Северного Кавказа. Все эти микровиды являются обитателями известняковых горных пород и распространены преимущественно в среднегорьях и низкогорьях, а *T. majkopiensis* достигает и альпийского пояса, так, на Фишт-Оштенском горном массиве он поднимается до 2600 м над ур. м. Дизъюнктивный ареал, довольно узкая экотопическая приуроченность и широкий диапазон освоенных абсолютных высот свидетельствуют об относительной древности *T. tauricus* s. l., в нашем регионе этот вид обитал, вероятно, еще до голоцена.

Asteraceae

Cirsium dealbatum Bieb. — Лазаревский р-н Сочи, верховье бассейна р. Псезуапсе, гребень Главного Кавказского хр. на участке между скалой Хожаш и Грачевским перевалом, северо-западнее урочища Хакуч, субальпийский луг по верхней границе леса на юго-западном склоне горы 1553 (отметка ее абсолютной высоты на крупномасштабной туристической карте), 1500 м над ур. м., 26 VII 2002, Н. Портениер. Эндемик западной части Северного Кавказа, и достоверных материалов о его нахождении на южном макросклоне Главного Кавказского хр. до сих пор не было (Меницкий, 1996). Специфика данного местонахождения в том, что водораздельная

линия Главного Кавказского хр. опускается здесь до 1280—1300 м над ур. м., а его максимальные абсолютные высоты не превышают 1600 м над ур. м., но несмотря на столь низкую высоту, по гребню хребта, именно по его южному макросклону тянется узкая полоса субальпийских лугов в комплексе с зарослями *Rhododendron luteum* Sweet, тогда как на остальной территории района на таких высотах обычно господствует лесная растительность, верхняя граница которой проходит по высоте 1800—2000 м над ур. м. Ареал и родственные связи этого вида представляют определенный интерес для познания истории флоры региона. *Cirsium dealbatum* очень близок евро-сибирскому *C. heterophyllum* (L.) Hill и преимущественно сибирскому *C. helenoides* (L.) Hill и, вероятно, является элементом северных связей флоры Кавказа, но с другой стороны он сближается и с эвксинским *C. hypoleucum* DC., распространенным в юго-западных районах Малого Кавказа и в Северной Анатолии.

Poaceae

Sieglingia decumbens (L.) Bernh. — Лазаревский р-н Сочи, верховье бассейна р. Псезуапсе, гребень Главного Кавказского хр. на участке между скалой Хожаш и Грачевским перевалом, урочище Хакуч, субальпийский луг в комплексе с зарослями *Rhododendron luteum* Sweet, 1400 м над ур. м., 25 VII 2002, Н. Портениер. Этот европейский вид на Кавказе встречается только в Западном Закавказье, из Туапсе-Адлерского района до сих пор был известен по одному сбору Н. Н. Цвелёва с сорных мест Сочинского дендрария, это наводило на мысль о том, что в нашем районе *Sieglingia decumbens* является заносным видом. Местонахождение на субальпийском лугу гребня Главного Кавказского хр. представляется вполне естественным, первичным и является крайней северной точкой распространения этого вида на Кавказе.

Sparganiaceae

Sparganium emersum Rehm. (*S. simplex* Huds. nom. illegit.) — Лазаревский р-н Сочи, верховье бассейна р. Псезуапсе, гребень Главного Кавказского хр. на участке между скалой Хожаш и Грачевским перевалом, урочище Хакуч, в центре осокового болотца, в открытой воде, 1400 м над ур. м., 29 VII 2002, Н. Портениер, И. Тимухин, Б. Туниев. Этот бореальный вид на Кавказе довольно редок и, вероятно, является здесь плейстоценовым реликтом. Для западной части Большого Кавказа ранее не указывался; ближайшие достоверно известные местообитания находятся на Центральном Кавказе и в Центральном Закавказье (Юго-Осетия); в Западном Закавказье известен только из Аджарии. Обнаруженные нами 2 местообитания этого вида находятся непосредственно на водоразделе Главного Кавказского хр. и отнесение их к Закавказью весьма условно.

Благодарности

Автор выражает свою искреннюю благодарность Н. В. Диденко и Б. С. Туниеву за всестороннюю помощь и поддержку исследований, П. В. Кирию за большую помощь в организации полевых исследований. Особенно признателен и благодарен своему коллеге А. С. Солодько за постоянную помощь в организации полевых исследований и переданные им в Гербарий БИН (LE) интересные гербарные материалы. Также очень благодарен Т. Н. Поповой за просмотр рукописи и ценные замечания. Кроме того, выражаю свою искреннюю благодарность Н. Н. Цвелёву, В. И. Дорофееву, Н. А. Силантьевой и А. К. Сытину за консультации и помощь в определении гербарных материалов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 00-04-48957).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов-на-Дону, 1980. Т. 2. 352 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Изд. 2-е. М.; Л., 1952. Т. 5. 456, XXII с., 132 л. карт.

Дорофеев В. И. Род *Rorippa* (*Brassicaceae*) во флоре Кавказа // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 8. С. 98—106.

Зернов А. С. Растения Северо-Западного Закавказья / Отв. ред. проф. А. Г. Еленевский. М., 2000. 130 с.

Зернов А. С. Определитель сосудистых растений севера Российского Причерноморья. М., 2002. 283 с.

Колаковский А. А. Флора Абхазии. Изд. 2-е. Тбилиси, 1985. Т. 3. 292 с., XL табл.

Колаковский А. А., Адзинба З. И., Читанава С. М. Новости флоры Абхазии. Сухуми, 1995. 38 с.

Косенко И. С. Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М., 1970. 613 с.

Меницкий Ю. Л. Обзор видов рода *Thymus* L. (*Lamiaceae*) флоры Кавказа // Новости сист. высш. раст. Л., 1986. Т. 23. С. 117—142.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991а. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Меницкий Ю. Л. Конспект видов семейства *Apiaceae* (*Umbelliferae*) флоры Кавказа // Бот. журн. 1991б. Т. 76. № 12. С. 1513—1521.

Меницкий Ю. Л. Конспект видов семейства *Lamiaceae* (*Labiatae*) флоры Кавказа // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 63—78,

Меницкий Ю. Л. Конспект видов рода *Cirsium* (*Asteraceae*) Кавказа // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 9. С. 92—105.

Пименов М. Г. Cervaria aegopodioides (Boiss.) M. Pimen.—новый для флоры СССР вид *Umbelliferae* // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. 1982. Вып. 4. С. 35—38.

Пименов М. Г., Онипченко В. Г. Laserpitium stevenii Fisch. et Trautv. (*Umbelliferae*) — новый вид для России (Северный Кавказ) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1999. Т. 104. Вып. 2. С. 59—60.

Семагина Р. Н. Флора Кавказского государственного природного биосферного заповедника (Монография). Сочи, 1999. 228 с.

Chamberlain D. F., Matthews V. A. Astragalus L. // Flora of Turkey and the East Aegean Islands / Ed. by P. H. Davis et al. Edinburgh, 1970. Vol. 3. P. 49—254.

SUMMARY

Findings of 16 angiosperm plant species (*Rorippa amphibia*, *Spiraea hypericifolia*, *Cervaria aegopodioides*, *Cirsium dealbatum* and others) in the Russian Western Transcaucasia are reported, of them *Nigella damascena*, *Spergularia rubra*, *Astragalus falcatus*, *Laserpitium stevenii*, *Euphrasia ossica*, *Orobanche alsatica*, *O. ramosa*, *Thymus helendzhicus*, *Sparganium emersum* and others are recorded for the first time to this region, *Hydrocotyle ramiflora* is new for the territory of Russia. New data on distribution of some rare species (*Orobanche purpurea*, *Sieglingia decumbens* and others) in the Western Transcaucasia are presented.

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 58(091)

© А. Г. Боголюбов

К СТОЛЕТИЮ НАЧАЛА БИОМЕТРИЧЕСКИХ РАБОТ В РОССИИ

A. G. BOGOLJUBOV. THE CENTENARY OF COMMENCEMENT OF BIOMETRIC WORKS IN RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: bogoljub@mail.ru
Поступила 09.10.2002

Рассмотрена история развития биометрических работ в России за 100-летний период.
Ключевые слова: биометрия, история науки.

«...И я не вижу, почему бы в этом отношении именно биологам должны быть предоставлены особые льготы: напротив, и биологами статистический метод, где это необходимо по ходу работы, должен быть применяем в наиболее утонченной его форме,...»

А. Я. Гордягин (1907, с. VI).

7 августа 2003 г. исполнится 100 лет со дня начала биометрических работ в России. Именно 25 июля (по старому стилю) 1903 г. Андрей Яковлевич Гордягин начал свои наблюдения над числом краевых цветков у *Chrysanthemum zawadskii* Herbich (= *C. sibiricum*) (DC.) на Ледяной горе около г. Кунгура Пермской губернии, которые он продолжал до 1906 г. Сбор материала производился ежегодно в период цветения *C. zawadskii* с августа по сентябрь на южном и юго-восточном склонах Ледяной горы. Было исследовано 6783 соцветия. Вскоре он опубликовал в трудах общества естествоиспытателей Казанского ун-та обстоятельную работу (Гордягин, 1907), в которой исследовал изменчивость числа краевых цветков и некоторые другие морфометрические показатели. А. Я. Гордягин сразу заметил, что верхушечное соцветие обыкновенно имеет краевых цветков больше, чем ближайшие головки второго порядка, и вычисляет коэффициент корреляции этих двух показателей. Анализируя распределения числа краевых цветков, он подтверждает правило совпадения максимумов частоты с числами ряда Фибоначчи и закладывает традицию обращения к ряду Фибоначчи у коллег, начинающих заниматься поиском количественных закономерностей. В своей статье А. Я. Гордягин анализирует сезонную и годовую динамику числа краевых цветков, устанавливает превышение среднего числа краевых цветков в колониях южного склона над средним числом краевых цветков в колониях юго-восточного склона и пытается разрешить альтернативу: «либо замеченные различия вызваны неодинаковостью в условиях жизни на обоих местонахождениях, либо зависят от специфического различия форм, населяющих эти местонахождения» (Гордягин, 1907 : 13). После наблюдений 1903 г. Гордягин был склонен предполагать существование на юго-восточном склоне особой «числовой» расы *C. zawadskii*, но в конце концов он мастерски убеждается в причинной связи понижения числа краевых цветков «числовой» расы с неблагоприятной жизненной обстановкой юго-восточного

склона. Самостоятельный интерес представляет его критика обоснования идей В. Иоганнсена со стороны вариационной статистики. В своей работе Гордягин сравнивает средние, вычисляет коэффициенты корреляции и использует критерий согласия Пирсона. Единственное, чего не знает он к 1907 г. — это критерия Стьюдента сравнения средних, предложенного в 1904 г., и соответственно не знаком с понятием уровня значимости. Но тот, кто упрекнет в этом Гордягина, будет обязан знать современные математические работы не старше 5 лет и предвидеть их будущее развитие. В годы исследования Гордягина только еще начинала развиваться теория проверки статистических гипотез. Тем не менее, его исследование *C. zawadskii* в течение 1903—1906 гг. содержало средние, ошибки средних и число произведенных наблюдений. Это позволяет производить необходимые сравнения, опираясь на развитые к сегодняшнему дню статистические методы анализа данных. Работа Гордягина (1907) и сегодня представляет собой образец анализа и изложения количественных данных.

Пальму первенства России в привлечении биометрических методов к исследованию биологических проблем у Общества естествоиспытателей Казанского ун-та по праву могут оспаривать Общество естествоиспытателей при Юрьевском ун-те и Московское математическое общ-во. В трудах Юрьевского ун-та в 1906 г. была опубликована статья проф. Г. Колосова с очень многообещающим названием: «Математическая теория эволюции видов по трудам проф. K. Pearson'a...» (Колосов, 1906). С нашей стороны было бы завышенным требованием ожидать от Колосова полной характеристики эволюционных и генетических воззрений Ф. Гальтона и К. Пирсона. Изложение биометрических и эволюционных идей этих двух замечательных ученых было дано позже Ю. А. Филипченко в книге «Изменчивость и методы ее изучения (основы биологической вариационной статистики)» (1923), написанной весной 1918 г. в Петрограде. Колосов описал типы кривых Пирсона и только в конце статьи привел пример обработки данных Н. И. Кузнецова по числу листьев в мутовке *Paris quadrifolia*. Еще раньше статьи Г. Колосова в Московском математическом общ-ве 26 ноября (по старому стилю) 1903 г. был заслушан доклад Л. С. Лахтина о математических идеях Ф. Гальтона и К. Пирсона и возможности применения теории вероятностей к анализу биологических данных, который был опубликован в 1904 г. Но в этой статье не приводилось каких-либо биологических данных и только указывалось на перспективы применения в биологии теории вероятностей. Поэтому можно присоединиться к мнению К. А. Фляксбергера (1933) о приоритете Гордягина в использовании методов математической статистики в отечественной биологии.

Русские биологи не были пионерами в применении вариационной статистики. Первенство, по-видимому, принадлежит двоюродному брату Ч. Дарвина — Френсису Гальтону и его ближайшему сотруднику — Карлу Пирсону. Именно Гальтон в 1899 г. предложил биологическую дисциплину, использующую методы теории вероятностей и математической статистики именовать биометрией. К началу проникновения биометрии в Россию в Германии уже вышло руководство Г. Дункера, а в североамериканских штатах — С. Б. Давенпорта. Очень большое влияние на осознание необходимости использовать методы биометрии оказали работы В. Иоганнсена (Гордягин, 1913).

Вскоре по примеру А. Я. Гордягина к биометрическим исследованиям приступили Н. Л. Скалозубов, К. А. Фляксбергер (1909), Р. Э. Регель (1911) и В. Н. Сукачев (1918). «При исследованиях над изменчивостью и наследственностью организмов стало почти невозможным обходиться без математической обработки данных наблюдений» (Гордягин, 1913 : 1). Поэтому не было ничего удивительного в том, что А. А. Сапегин (1926) уже в самом начале своих знаменитых экспериментов по естественному отбору, которые он начиная с 1913 г. мужественно проводил в течение 10 лет, использовал методы вариационной статистики.

Немногим позже к биометрическим методам обратились зоологи. В 1916 г. вышла работа Ю. А. Филипченко (1916), посвященная статистическому различению видов хермесов. Зоологи, наверное, смогут указать на свои более ранние биометрические

исследования. Но, по-видимому, им придется признать первенство Гордягина в деле применения биометрических методов.

События, последовавшие за выстрелом в Сараево, надолго задержали проникновение вариационной статистики и математических методов в биологические исследования в России. Тем не менее, в начале 1920-х годов кроме книги Филипченко появилось очень четкое введение в биометрию Сапегина (1922). Вслед за исследованиями Сапегина (1926) по естественному отбору В. Н. Сукачев (1935) и его ученики в своих экспериментах по борьбе за существование между растениями активно привлекают статистические методы.

Проникновение математической статистики и математических методов в биологию обязано не только проблеме изменчивости и наследственности, но и проблемам роста, размножения и развития. Осознание роста и размножения организмов как динамического процесса уже характерно для времени зарождения биометрии. Поэтому, благодаря последней проблеме, применение математики в биологии быстро перестало ограничиваться статистическими методами. В одном из первых номеров «Ботанического журнала» Л. Г. Раменский (1908), благодаря идеям А. А. Еленкина (1907), предлагает линейное дифференциальное уравнение для описания роста. Стационарное решение этого уравнения содержало алгебраические соотношения Еленкина. В 1914 г. микробиолог М. А. Егунов на основе серии экспериментов с грибными и бактериальными колониями переоткрыл динамическую модель роста Раменского. В этой работе Егунов предложил оригинальный подход математического описания размножения, который заслуживает самого внимательного к себе отношения. Работы Еленкина, Раменского и Егунова не были своевременно замечены. Только после первой мировой войны, когда была переоткрыта логистическая модель Ферхюльста роста численности популяции, наметился большой интерес к динамическим моделям, который поддержали Г. Ф. Гаузе и В. В. Алпатов (1930). Увлечение логистической моделью привело молодого Гаузе к экспериментальной проверке математических моделей экологических взаимодействий популяций А. Лотки и В. Вольтерра (Галл, 1984). До сегодняшнего дня слабо осознается методология экспериментальной проверки математических моделей, которая была использована Г. Ф. Гаузе (1934). Позднее эта методология была блестяще использована Д. Тилманом при экспериментальной проверке модели Н. С. Абросова (1975) конкуренции популяций за минеральные ресурсы питания. К развитию подходов В. Вольтерра к моделированию экологических взаимодействий видов приступает наш соотечественник, ученик В. И. Вернадского В. А. Костицын. Именно ему было суждено в 1935 г. предложить первую модель эволюции биосферы (Костицын, 1984). Обобщение вольтерровской модели «хищник—жертва» в 1936 г. предложил и исследовал А. Н. Колмогоров (1972). Даже через несколько десятилетий можно было встретить работы, в которых переоткрывались результаты, полученные Колмогоровым в этой статье. В 1937 г. Колмогоров, И. Г. Петровский и И. С. Пискунов доказали существование волнового решения в модели логистического роста численности популяции на бесконечном одномерном ареале. История влияния уравнения Колмогорова—Петровского—Пискунова на различные области естествознания была кратко изложена Ю. М. Свирежевым (1987).

Интерес к динамической стороне явлений проявился и в популяционной генетике, которая делала первые шаги благодаря работам Р. А. Фишера, Дж. Б. С. Холдена, С. Райта, С. С. Четверикова и А. С. Сапегина. Попытка вероятностного описания динамики частот генов в популяции впервые была предпринята в 1920-х гг. в работах С. Райта и Р. А. Фишера. Немногим позже Н. П. Дубинин и Д. Д. Ромашев (1932), пользуясь дружескими консультациями А. Н. Колмогорова, рассмотрели первые имитационные модели генетического дрейфа популяций. В дальнейшем, под влиянием идей Н. П. Дубинина, Д. Д. Ромашева и А. А. Малиновского была написана заметка Колмогорова (1938), которая привела к понятию ветвящегося случайного процесса. Приятно отметить, что на развитие теории случайных процессов, одного из наиболее крупных достижений математики XX в., существенное влияние оказали именно

стохастические проблемы популяционной генетики. Несколько позже Колмогоров (1959) вслед за В. Феллером поднял вопросы обоснования диффузионных уравнений генетического дрейфа, связанные со сходимостью ветвящихся процессов к диффузионным. Круг этих проблем слабо осознается как краеугольный камень в логических основаниях теории нейтральной эволюции (Кимура, 1985). Стохастическое описание популяционных генетических процессов не сводится к модели генетического дрейфа и может составить широчайшее поле деятельности. Это особенно хорошо видно благодаря работам Дубинина (1931), Ромашева (1931) (Дубинин, Ромашев, 1932) и теории стабилизирующего отбора И. И. Шмальгаузена (1968а).

Вклад отечественных исследователей в развитие математической генетики не ограничился моделями генетического дрейфа. С критикой подхода Р. Фишера, Д. Холдена и С. Райта к описанию динамики частот генов в популяции в 1937 г. выступил В. А. Костицын и предложил свою модель описания динамики частот генотипов в популяции (Свирежев, Пасеков, 1982; Абросов, Боголюбов, 1988). О критике В. А. Костицыным фишеровского подхода европейскими и американскими коллегами принято умалчивать, но она была воспринята в России и привела к разграничению областей применимости различных математических моделей популяционной генетики (Боголюбов, 1991).

Влияние биологических проблем на развитие теории вероятностей и математической статистики не ограничилось только теорией случайных процессов. Именно в связи с проблемами систематики был развит дискриминантный анализ и в значительной мере для нужд экспериментальных биологических задач был создан дисперсионный анализ. Но в 1930—1950-е гг., пожалуй, только А. А. Любищев (1958, 1986) применял методы дисперсионного и дискриминантного анализа в своей повседневной работе. Можно горько сожалеть, что работа Колмогорова (1949) по раскрытию смысла дисперсионного анализа Фишера не была своевременно замечена биологами. Но, к счастью, она достаточно полно изложена в монографии В. И. Романовского (1963), и Г. Шеффе (1980) принял ее во внимание.

Стремление к точному описанию не ограничилось построением первых динамических моделей. Развивая термодинамические подходы к анализу биологических явлений, Э. С. Бауэр (1935) предложил принцип устойчивого неравновесия. Следствием этого принципа является отрицание возможности динамического равновесия живых систем. Представление о динамическом равновесии лежит в основе моделирования биологических систем. Поэтому согласование современных подходов к моделированию динамических биологических систем с принципом Бауэра — будущая и, по-видимому, неизбежная задача.

Несмотря на сопротивление проникновению математических методов в биологию (Презент, 1960), мастерские подмены понятий (Лысенко, 1960) и навязанные дискуссии (август 1948 г.), течение времени властно заставляло обращаться не только к математической статистике, но и другим самым разнообразным областям математики для решения фундаментальных биологических проблем (Ивлев, 1955; Тахтаджян, 1957). Со второй половины 1950-х годов, благодаря усилиям А. А. Ляпунова, А. И. Берг, Р. Л. Берг, П. В. Терентьева, Л. С. Каминского, П. Ф. Рокицкого, В. Ю. Урбаха и многих других, применение математических методов стало, если не обязательным, то по крайней мере желательным элементом биологических исследований. Начиная с 1960-х годов внедрение математических методов шло главным образом в связи с развитием математического моделирования. И здесь мы видим имена Ю. М. Свирежева, В. П. Пасекова и Н. Н. Моисеева (Москва), Л. Р. Гинзбурга, В. В. Меншуткина (Ленинград), И. А. Полетаева и В. А. Ратнера (Новосибирск), Р. Г. Хлебопроса, И. А. Терскова, Н. С. Абросова (Красноярск), А. Д. Базыкина (Пущино), А. Б. Горстко (Ростов), А. П. Шапиро (Владивосток), Ю. С. Колесова (Ярославль), Г. С. Розенберга (Уфа, Тольятти) и др. На общественных началах долгие годы действовали: семинар по математическим методам в популяционных и генетических исследованиях под руководством В. А. Драгавцева (Новосибирск); коллектив, объединявший исследователей из Москвы, Ленинграда и Новосибирска под руковод-

ством З. С. Никоро и Р. А. Полуэктова; комиссия по математической геоботанике Всесоюзного ботанического общества (председатель В. И. Василевич); биометрический семинар под руководством О. А. Калинина и А. Г. Барта (ЛГУ); группа «альфа» по теоретической биологии под руководством А. П. Левича (МГУ); семинар по теоретической и математической биологии под председательством Л. Н. Серавина и А. Г. Боголюбова (ЛГУ).

Каковы причины того, что слова А. Я. Гордягина, вынесенные в эпиграф, даже и в наши дни остаются чрезвычайно актуальными? По-видимому, ответ надо искать в области общенаучной подготовки биологов, частью которой является математическое образование. Традиции преподавания приложений математики к биологии закладывались вначале С. С. Четвериковым (Москва), Ю. А. Филипченко (Ленинград) и А. О. Сапегиным, а затем А. А. Малиновским (Одесса), В. В. Алпатовым, В. С. Немчиновым и Ю. А. Урбахом (Москва), П. Ф. Рокицким (Минск), П. В. Терентьевым и Н. С. Ростовой, Л. С. Каминским и В. И. Василевичем (Ленинград), А. А. Любищевым и В. С. Шустовым (Ульяновск). К сожалению, проблемы математической и «биометрической» подготовки биологов, о которых писал еще 40 лет назад П. В. Терентьев (1963), не решены. В наше время вдумчивое и осторожное применение математических методов анализа данных часто неоправданно заменяется компьютерными средствами визуализации, хранения и передачи информации и сопровождается ошибками применения математики в биологии (Любищев, 1969а, 1969б). К сожалению, распространено отношение к использованию математической статистики в биологических исследованиях как досадному требованию редакций и ученых советов, а к математической модели или формуле как привлекательному и солидному украшению.

В самом деле, нужна ли математическая статистика в биологических исследованиях? Все познается в сравнении. Измерение — это сравнение с эталоном. Например, измерение любой протяженности, массы и т. д. — это сравнение с эталоном, хранящимся в палате мер и весов в Париже. Составление флористического (или фаунистического) списка — это тоже измерение, так как здесь производится сравнение растений, обитающих в некоторой связной области земной поверхности, с принятой классификацией изучаемой группы видов. В этом контексте работа систематиков — это создание эталонов для сравнения биологических объектов. Здесь мы имеем 2 сложности. Во-первых, сравнение образцов при создании классификации определенной группы всегда отражает наши представления о классифицируемых видах и разновидностях. Поэтому биологические классификации в отличие от эталонов Палаты мер и весов постоянно изменяются. Во-вторых, мы не умеем оценивать статистическую ошибку определения видовой принадлежности отдельного экземпляра. Создание классификаций с наименьшей статистической ошибкой определения видовой принадлежности может составить некоторый новый класс задач при внедрении математических методов в систематику. Сравнение биологических объектов только с эталонами Парижской палаты мер и весов не может сильно нам помочь в их изучении. Хотя без этого сравнения невозможны количественные методы исследования, преимущество которых основано на постоянстве эталонов Парижской палаты. Заметим, что именно постоянство эталонов Парижской палаты облегчает оценивание ошибки количественных наблюдений. В дальнейшем мы должны произвести сравнение наших объектов друг с другом по выбранному показателю. Сравнение изучаемых объектов основано на сомнении в идентичности этих объектов. Благодаря математической статистике ставится нулевая гипотеза об идентичности наших объектов по выбранному показателю, которую мы принимаем или отвергаем на определенном уровне значимости против определенной, как правило, сложной альтернативы. Тем самым математическая статистика выступает как методология сомнения. Вступая на путь применения математической статистики в своих исследованиях, мы начинаем оценивать ошибку своих наблюдений и анализировать источники ошибок своих наблюдений. По сути дела это только первый этап. Именно оценка источников и величин ошибок наблюдений представляет собой первый шаг

в методологии сомнения. К сожалению, понятия уровня значимости и мощности статистического критерия до сих пор являются трудно досягаемыми вершинами даже для тех коллег, которые приняли обязательство оценивать ошибку своих наблюдений и подвергать сомнению свои высказывания. Методология сомнения в лице математической статистики дает ту степень независимости и твердости суждений, которая составляет существо научного поиска. Но, добровольно лишая себя надежного инструмента сомнения, мы оказываемся свободными в своих интерпретациях, и свобода наших суждений становится призрачной, попадая под власть авторитета, привычки, предрассудков и фальшивого знания — 4 источников ошибок по Роджеру Бекону.

Можно только присоединиться к мнению И. И. Шмальгаузена о сравнении как первой стадии научного изучения. «Дальше следует изучение связей, зависимостей в распределении или последовательности явлений» (Шмальгаузен, 1968б : 204). Если нет проверки содержательной гипотезы или не предлагается какая-либо концепция, то сравнение объектов по исследуемым показателям только загромоздит журналы наблюдениями. Но, коль скоро мы применяем математику для анализа своих данных, то почему бы не опереться на ее эвристическую силу при построении теоретической картины явлений. Соглашаясь с эвристической силой математических средств познания, мы приступаем к математическому моделированию и неизбежно подходим к вопросам соответствия между моделями и наблюдениями. И снова нам необходим инструмент сомнения — математическая статистика. Здесь нас ждет 2 мало разработанных вопроса. 1-й — о соотношении между содержательной гипотезой, которая может быть дедуктивным следствием из математической модели, и нулевой гипотезой, которая стоит в применяемом статистическом критерии. 2-й вопрос относится к экспериментальной проверке математической модели. Экспериментальная проверка математических моделей, как правило, отчетливо показывает их методическую ценность. Именно модель указывает на характеристики, которые следует измерить, и часто подсказывает способы их измерения. Тем самым мы приходим к еще одному способу сравнения.

Краткий исторический очерк применения математики в отечественной биологии, по-видимому, показывает, что значительная часть истории отечественной биологии написана языком математики. Придерживаясь биометрической методологии, восходящей к исследованию А. Я. Гордягина (1907), работы, в которых не оценивались ошибки измерений, не применялись статистические критерии проверки гипотез и тем самым суждения не подвергались сомнению, мы не можем считать достоверными. Но данная методология научного поиска, несмотря на ее продуктивность, не может быть еще распространена на все области биологических исследований. В частности, теоретико-вероятностное и статистическое обоснование флористических и фаунистических методов исследования — одна из будущих и многообещающих задач.

Благодарности

Благодарю за внимательное и доброжелательное прочтение рукописи Я. М. Галла, В. И. Василевича, О. М. Калинина, Г. С. Розенберга и Н. С. Ростову.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абросов Н. С. Теоретическое исследование механизма регуляции видовой структуры сообщества автотрофных организмов // Экология. 1975. № 6. С. 5—14.

Абросов Н. С., Боголюбов А. Г. Экологические и генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов. Новосибирск, 1988. 333 с.

Бауэр Э. С. Теоретическая биология. М.; Л., 1935. 206 с.

Боголюбов А. Г. Критика математических основ синтетической теории эволюции // Теоретические проблемы эволюции и экологии. Тольятти, 1991. С. 99—103.

Галл Я. М. Популяционная экология и эволюционная теория: историко-методологические проблемы // Экология и эволюционная теория / Отв. ред. Я. М. Галл. Л., 1984. С. 109—152.

Гаузе Г. Ф. Математическая теория борьбы за существование и ее применение к популяциям дрожжевых клеток // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1934. Т. 43. С. 69—87.

Гаузе Г. Ф., Алпатов В. В. Логистическая кривая Verhulst—Perla и ее применение в области количественной биологии // Журн. экспер. биол. 1930. Т. 6. Вып. 4. С. 408—418.

Гордягин А. Я. Биометрические исследования над *Chrysanthemum sibiricum* DC. Тр. общ-ва естествоисп. при Императорском Казанском ун-те. Казань, 1907. Т. 40. Вып. 5. С. 1—41.

Гордягин А. Я. Из русской биометрической литературы. 1. О книгах г.г. Леонтовича и Слуцкаго // Изв. Имп. Николаевск. ун-та. 1913. Т. 4. Вып. 2. С. 1—10.

Дубинин Н. П. Генетико-автоматические процессы и их значение для механизма органической эволюции // Журн. экспер. биол. 1931. Т. 7. № 5—6. С. 463—479.

Дубинин Н. П., Ромашев Д. Д. Генетические основы строения вида и его эволюция // Биол. журн. 1932. Т. 1. Вып. 5—6. С. 52—94.

Егунов М. А. Законы роста микробных колоний и размножения. Пг., 1914. 23 с.

Еленкин А. А. Орто- и плагиотропный рост с био-механической точки зрения у лишайников и некоторых других низших споровых // Бот. журн. Импер. СПб. общ-во естествоисп. 1907. Т. 2. № 2. С. 19—61.

Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. М., 1955. 252 с.

Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М., 1985. 394 с.

Колмогоров А. Н. К решению одной биологической задачи // Изв. НИИ мат. мех. Томск. ун-та. 1938. Т. 2. Вып. 1. С. 7—12.

Колмогоров А. Н. Реальный смысл результатов дисперсионного анализа // Тр. 2. Всесоюз. совещ. мат. стат. Ташкент, 1949.

Колмогоров А. Н. Переход ветвящихся процессов в диффузионные и примыкающие задачи генетики (обзорный доклад) // Теория вероятностей и ее применение. 1959. Т. 4. № 2. С. 233—236.

Колмогоров А. Н. Качественное изучение математических моделей динамики популяции // Проблемы кибернетики. М., 1972. Вып. 25. С. 101—106.

Колмогоров А. Н., Петровский И. Г., Пискунов Н. С. Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием количества вещества, и его применение к одной биологической проблеме // Бюл. МГУ. Сер. А. 1937. № 6. С. 1—26.

Колосов Г. Математическая теория эволюции видов по трудам проф. K. Pearson'а с приложением к исследованиям проф. Н. И. Кузнецова // Протоколы Общ-ва естествоисп. при Юрьевском ун-те. 1906. Т. 15. № 2. С. 101—117.

Костицын В. А. Эволюция атмосферы, биосферы и климата. М., 1984. 96 с.

Лысенко Т. Д. Теоретическая биология — средство решения практических агробиологических вопросов // Агробиология. 1960. № 4 (124). С. 483—489.

Любищев А. А. К методике количественного учета районирования насекомых. Фрунзе, 1958. 167 с.

Любищев А. А. Об ошибках в применении математики в биологии. Сообщение I. // Журн. общ. биол. 1969а. Т. 30. № 5. С. 572—584.

Любищев А. А. Об ошибках в применении математики в биологии. Сообщение II. // Журн. общ. биол. 1969б. Т. 30. № 6. С. 715—723.

Любищев А. А. Дисперсионный анализ в биологии. М., 1986. 200 с.

Презент И. И. О кибернетике в биологии // Агробиология. 1960. № 4 (124). С. 624—634.

Раменский Л. Г. О возможности количественного применения закона Бергманна—Лейкарта // Рус. Бот. журн. 1908. № 5—6. С. 203—213.

Регель Р. Э. Число чашелистиков у *Anemone nemorosa* L. // Тр. бюро прикл. бот. 1911. Т. 7. № 7. С. 256—262.

Романовский В. И. Математическая статистика. Кн. 2. Оперативные методы математической статистики. Ташкент, 1963. 794 с.

Ромашев Д. Д. Об условиях «равновесия» в популяции // Журн. экспер. биол. 1931. Т. 7. Вып. 4. С. 442—454.

Сапегин А. А. Вариационная статистика. Элементарный учебник для агрономов. Харьков, 1922. 80 с.

Сапегин А. А. Общая методика селекции сельско-хозяйственных растений. Одесса, 1926. 108 с.

Свирежев Ю. М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. М., 1987. 368 с.

Свирежев Ю. М., Пасеков В. П. Основы математической генетики. М., 1982. 511 с.

Скалозубов Н. Л., Фляксбергер К. А. Биометрические данные для пшеницы «усатки» из Тобольской губернии // Тр. бюро прикл. бот. 1909. Т. 2. № 7. С. 323—339.

Сукачев В. Н. Биометрические исследования над *Chrysanthemum Leucanthemum* и *Ch. Jrcutianum* (DC.) Turez. // Изв. Рос. акад. наук. 1918. Т. 12. № 10. С. 939—970.

Сукачев В. Н. Опыт экспериментального изучения межбиотипной борьбы за существование // Тр. Петергоф. биол. ин-та. 1935. Вып. 15. С. 69—86.

Тахтаджян А. Л. Прямое приспособление или естественный отбор? (О статистических законах в биологии) // Бот. журн. 1957. Т. 42, № 4. С. 596—609.

Терентьев П. В. Опыт преподавания биометрии в Ленинградском университете // Применение математических методов в биологии / Под ред. Л. С. Каминского и П. В. Терентьева. Л., 1963. С. 12—17.

Филипченко Ю. А. Биологические виды хермесов и их статистическое различение // Зоол. вестн. 1916. Т. 1. Вып. 2. С. 261—277.

Филипченко Ю. А. Изменчивость и методы ее изучения (основы биологической вариационной статистики) // М.; Пг., 1923. 240 с.
Фляксбергер К. А. Начало биометрических работ у нас и А. Я. Гордягин // Уч. Зап. Казанск. гос. у-та. Казань, 1933. Т. 93. Кн. 6. Вып. 1. С. 43—45.
Шеффе Г. Дисперсионный анализ. М., 1980. 512 с.
Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М., 1968а. 452 с.
Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск, 1968б. 224 с.

SUMMARY

The article is devoted to the centenary of biometric works in Russia. Contributions of a number of outstanding scientists, both biologists and mathematicians, into biometric research are mentioned. The necessity of the biometrical approach and its restrictions in biological studies are discussed.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92(47 + 57) : 58

© С. М. Бебия, Т. А. Гуланян, В. А. Васильева

АЛЕКСАНДР ВАЛЕНТИНОВИЧ ВАСИЛЬЕВ (1902—1979) (К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

S. M. BEBIA, T. A. GULANIAN, V. A. VASSILJEVA. ALEXANDR VALENTINOVICH VASSILJEV (1902—1979): ON THE 100-YEARS ANNIVERSARY

Институт ботаники АНА
Сухуми
Поступила 09.01.2003



Александр Валентинович Васильев — известный ботаник, заслуженный деятель науки, родился в 1902 г. в дер. Лопухово Саратовской губ. в семье врача. Окончил сельскохозяйственный факультет Среднеазиатского ун-та, получил специальность агронома-дендролога. Более 50 лет (1927—1979 гг.) продолжалась трудовая деятельность ученого. Был пройден путь от агронома до заведующего отделом интродукции растений в Сухумском ботаническом саду.

Интересы к интродуцированной иноземной и уникальной флоре Абхазии, покорившей ученого еще в молодости, переплетались на протяжении всей жизни ботаника А. В. Васильева. Во время многочисленных экспедиций по горной Абхазии молодой специалист занимался изучением дикорастущих груш и яблок с целью их использования в пищевой промышленности. В 1938 г. А. В. защитил кандидатскую диссертацию «Дикорастущие плодовые и пищевые древесные породы Абхазии» и издал монографию с этим же названием.

В 1930-е годы он обследовал различные технические культуры (гуттаперчевые, камфорные и другие ценные деревья), издал в 1941 г. монографию «Технические культуры влажных субтропиков». В эти же годы была выполнена большая работа по дендрологическому обследованию Рица—Ауадхарского заповедника, результаты которой были опубликованы в Трудах Абхазского НИИ языка и истории им. академика Н. Я. Марра (вып. XII, Сухуми, 1939 г.).

Позднее А. В. отдает все силы изучению экзотов Черноморского побережья Кавказа от Сочи до Батуми, в результате чего было выявлено более 1200 видов, форм и сортов интродуцированных растений. В 1955 г. ученый защитил докторскую диссертацию «Деревья и кустарники субтропиков Западной Грузии». По этой теме профессором А. В. Васильевым была издана пятитомная монография с описанием

всех видов дендрофлоры, их биологических особенностей, способов размножения и сферы применения в озеленении, а также — в качестве исходного сырья для ряда промышленных производств. Множество растений, испытанных А. В. в Ботаническом саду, и ныне украшают парки и сады Абхазии.

А. В. был создан основательный дендрологический гербарий. Особую любовь он отдал как местным, так и интродуцированным соснам Абхазии.

А. В. Васильев — автор более 130 печатных работ, в том числе 10 монографий по различным вопросам ботанической науки, в первую очередь по разработке научных основ интродукции и акклиматизации растений. В частности, он разработал шкалу этапов акклиматизации.

Награжден орденом Трудового Красного знамени, несколькими медалями СССР.

Большой интерес вызывали его экскурсии по паркам Абхазии. В 1970-е годы А. В. добился прекращения вырубки лесов в Абхазии.

Ученый был большим любителем туризма. На протяжении всей жизни он совершил десятки походов через перевалы Кавказа, объездил многие регионы Советского Союза, был в Центральном Китае, Чехословакии.

Работая на общественных началах в Сухумской научно-исследовательской лаборатории туризма, А. В. предложил новые маршруты по Абхазии, составил схему размещения вертолетных площадок для обозрения всеми желающими горных вершин. Он был хорошим инструктором для путешествующих по Кавказу.

Многим молодым ученым А. В. Васильев помог «встать на ноги».

Скончался А. В. Васильев 21 декабря 1979 г. и похоронен в г. Ессентуки.

Скромный, знающий, доступный — таким запомнился он многим своим ученикам и коллегам.

УДК 92 : 582.33(47 + 57) Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 7

© А. Д. Потемкин

АННА ЛЕОНИДОВНА ЖУКОВА (К 70-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

A. D. POTEMKIN. ANNA LEONIDOVNA ZHUKOVA (TOWARDS 70th BIRTHDAY)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812)234-45-12
E-mail: Potemkin_alexey@mail.ru
Поступила 21.02.2003

25 октября 2002 г. исполнилось 70 лет Анне Леонидовне Жуковой — известному отечественному бриологу-гепатикологу, внесшей значительный вклад в познание флоры печеночных мхов бывшего СССР.

А. Л. родилась в Ленинграде в семье скульптора-реставратора Леонида Федотовича Стадника. Во время Великой Отечественной войны А. Л. пережила самую тяжелую зиму 1941—1942 гг. в блокадном городе, где в возрасте 9 лет потеряла мать — Прасковью Николаевну. Летом 1942 г. после смерти матери вместе со старшей сестрой она была эвакуирована к родственникам.

После войны А. Л. возвращается к отцу в Ленинград. Тяжелая послевоенная ситуация и финансовые трудности привели к поступлению А. Л. по окончании 7 классов в техникум пищевой промышленности. После окончания техникума в 1952 г. А. Л. вышла замуж. Окончание техникума с отличием позволило А. Л. сразу же без экзаменов поступить в Ленинградский государственный университет (ЛГУ) на биолого-почвенный факультет. Интерес А. Л. к биологии определился в значительной степени под влиянием произведений К. Г. Паустовского. Однако в студенческие годы выбор специальности не был еще определен. Сначала она поступает на кафедру

физиологии, затем переходит на кафедру генетики, где выполняет дипломную работу по генетике ржи под руководством В. С. Федорова. После окончания университета в 1957 г. А. Л. уезжает в Приморский край в г. Артем, по месту распределения мужа, где до его демобилизации в 1961 г. преподает биологию в школе. Возвратившись в Ленинград, с 1961 по 1964 г. работает на кафедре аналитической химии в Ленинградском технологическом институте и несколько месяцев 1964 г. в школе. В сентябре 1964 г. А. Л. была принята на работу в Ботанический институт им. В. Л. Комарова (БИН), в Лабораторию альгологии, где занималась культурами водорослей. Здесь она знакомится с Клавдией Ивановной Ладыженской — крупнейшим отечественным специалистом по печеночным мхам, ее будущим научным руководителем. Это знакомство и определило дальнейшую судьбу А. Л. В 1967 г. Ладыженская предложила А. Л. заняться изучением печеночных мхов. Продолжая работать лаборантом в Лаборатории альгологии, А. Л. все свободное от работы время отдавала изучению печеночников. Ладыженская обратила внимание А. Л. на исследование региональных флор печеночных мхов СССР. Задача была сложная, а пути для ее решения не всегда ясны. В то время многие широко известные теперь зарубежные обработки не были опубликованы, а единственным отечественным определителем являлся «Определитель печеночных мхов Севера европейской части СССР» Л. И. Савич-Любицкой и К. И. Ладыженской, изданный в 1936 г. Таким образом, при определении печеночных мхов с территории СССР А. Л. приходилось опираться на вышеуказанную работу, а также на достаточно краткие и сравнительно бедно иллюстрированные европейские определители и довольно неудачную компиляцию Т. С. Frye и L. Clark по печеночным мхам Северной Америки, вышедшую в 1937—1947 гг. В такой ситуации наряду с традиционной работой флориста ей приходилось постоянно выполнять и таксономические изыскания. При этом помощь К. И. Ладыженской была чрезвычайно важна. Вместе с ней А. Л. подготовила несколько таксономических работ по новым и малоизвестным для СССР видам.



Рис. 1. А. Л. Жукова в студенческие годы.

Первая самостоятельная флористическая работа А. Л. Жуковой была посвящена изучению флоры печеночных мхов Подпорожского р-на Ленинградской обл., который до настоящего времени является одним из труднодоступных. Экспедиция А. Л. в Подпорожский р-н и результаты обработки собранных материалов являются важным вкладом в познание флоры области.

В то же время с целью подготовки кандидатской диссертации на тему «Печеночные мхи полярных пустынь Земли Франца-Иосифа» (ЗФИ) А. Л. было начато изучение печеночников этого региона Арктики. Работа выполнялась в сотрудничестве с известным исследователем Арктики В. Д. Александровой. Предпринятое исследование было очень трудоемким ввиду чрезвычайного полиморфизма печеночных мхов в условиях высокой Арктики, развития ими экстремальных и труднообъяснимых морфотипов, не встречающихся в более низких широтах, и недостатка литературы с обсуждением особенностей морфологии высокоарктических видов. Эти проблемы подтолкнули К. И. Ладыженскую и А. Л. Жукову к подготовке аналитического исследования «Эколого-морфологические особенности печеночных мхов в условиях высокой Арктики». Работа по ЗФИ выполнялась А. Л. чрезвычайно ответственно и кропотливо. Поскольку самостоятельная поездка на ЗФИ была невозможной, она пересмотрела все имеющиеся в гербариях БИН и ЛГУ коллекции споровых и сосудистых растений с целью выявления печеночников. А. Л. были изучены сборы И. В. Палибина (1901 г.), В. Ю. Визе (1914 г.), И. М. Иванова (1929 г.), В. П. Савича (1930 г.), П. В. Рябова (1949 г.), Л. С. Говорухи (1957 г.), В. Д. Александровой



Рис. 2. В лаборатории.

(1959 г.), Г. Г. Шухтиной (1970 г.) и Г. М. Федотовой (1971 г.). Для всех выявленных таксонов были составлены подробные описания и рисунки. Подобная тщательность свойственна и последующим работам А. Л., связанным с изучением флоры других регионов и выявлением новых и малоизвестных для территории СССР видов печеночных мхов.

После завершения работ по ЗФИ и успешной защиты кандидатской диссертации в 1974 г. А. Л. продолжила изучение печеночных мхов северных районов страны. В течение многих лет она работала на п-ове Таймыр в составе отряда Полярной экспедиции под руководством Б. А. Тихомирова, позже — Н. В. Матвеевой. Полуостров был изучен от южных до северных районов, включая самую северную точку — мыс Челюскин, где А. Л. работала в 1981 г. В результате по этому региону Арктики было опубликовано более 10 статей. В обобщающей работе «Печеночники Таймыра», вышедшей в соавторстве с Н. В. Матвеевой в 2000 г., для полуострова указывается 127 видов, приведены таксономический и географический анализ флоры, а также оценка встречаемости и роли печеночников в растительных сообществах от южных тундр до полярных пустынь. Кроме того, А. Л. работала на о-ве Врангеля и плато Путорана, а также в ряде районов Северо-Запада СССР. Вместе с тем, будучи одним из ведущих гепатикологов СССР, она обрабатывала многочисленные коллекции из различных регионов страны, в том числе Малоземельской тундры, п-ова Ямал, Центрально-лесного и Дарвинского заповедников, Центральной и Восточной Сибири, а также Армении.



Рис. 3. А. Л. Жукова на мысе Челюскин.

А. Л. Жуковой принадлежат первые находки в СССР таких редких в мире печеночников, как *Apotreubia nana* S. Hatt. et Inoue (Жукова, 1986), *Cryptocolea imbricata* R. M. Schust., *Metacalypogeia schusteriana* S. Hatt. et Mizut. (Жукова, 1978), *Lophozia heteromorpha* R. M. Schust. et Damsholt (Жукова, 1982).

Важной чертой характера А. Л. является высокое чувство ответственности за начатое дело. Уходя на пенсию, она подготовила и систематизировала находящиеся в ее распоряжении материалы по печеночным мхам и передала их мне. Несмотря на то что А. Л. уже более 12 лет на пенсии, она всегда рядом, а ее забота и внимание согревают душу в трудные минуты и вдохновляют на дальнейшую работу. А. Л. всегда умеет найти нужные слова для доброго совета и напутствия. Делясь своими знаниями и жизненным опытом, А. Л. преподносит их как «информацию для размышления», никогда не навязывая то или иное решение.

В знак глубокой признательности научному руководителю и мудрому наставнику в честь А. Л. Жуковой описан новый для науки вид *Scapania zhukovae* Potemkin (Arctoa. 2000. Vol. 9: 121.).

От имени всех друзей и коллег желаю Анне Леонидовне здоровья, счастья, воплощения всех желаний и надежд.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ А. Л. ЖУКОВОЙ

1970. Материалы к печеночным мхам Армении // Уч. записки Ереванского гос. ун-та 3. С. 114—120. (Совместно с А. М. Барсегян и К. И. Ладыженской).

О малоизвестном печеночнике *Lophozia opacifolia* Culmann // Новости сист. низш. раст. Т. 7. С. 318—324. (Совместно с К. И. Ладыженской и Л. С. Короткевич).

1971. Эколого-морфологические особенности печеночных мхов в условиях высокой Арктики // Экология. № 3. С. 26—30. (Совместно с К. И. Ладыженской).

К флоре печеночных мхов Вологодской области // Новости сист. низш. раст. Т. 8. С. 345—354. (Совместно с М. П. Ахминовой).

Печеночные мхи Подпорожского района Ленинградской области // Там же. С. 318—324.

Isopaches decolorans (Limpr.) Buch (*Hepaticae*) — новый вид для флоры СССР // Там же. С. 310—314. (Совместно с К. И. Ладыженской).

1972. К флоре печеночных мхов островов Хейса, Гукера и Солсбери из архипелага Земля Франца-Иосифа // Новости сист. низш. раст. Т. 9. С. 307—310.

Редкий вид *Orthocaulis elongatus* (Lindb.) Evans впервые во флоре печеночных мхов СССР // Там же. С. 304—307. (Совместно с К. И. Ладыженской).

Печеночные мхи (*Hepaticae*) острова Земля Александры // Бот. журн. Т. 57. № 3. С. 348—353. (Совместно с К. И. Ладыженской).

1973. Печеночные мхи о. Рудольфа (архипелаг Земля Франца-Иосифа) // Новости сист. низш. раст. Т. 10. С. 272—277.

Флористический анализ печеночных мхов *Hepaticae* Земли Франца-Иосифа // Бот. журн. Т. 58. № 4. С. 528—539.

Видовой состав и распределение печеночных мхов в растительных сообществах района Таймырского стационара // Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л.: «Наука». Вып. 2. С. 120—127.

1974. Печеночные мхи (*Hepaticae*) из бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр) // Новости сист. низш. раст. Т. 11. С. 333—338.

1975. К флоре печеночных мхов низовий реки Курейки (Восточная Сибирь) // Новости сист. низш. раст. Т. 12. С. 298—300. (Совместно с В. В. Кудрявцевой).

К флоре печеночных мхов Чукотского полуострова // Бот. журн. Т. 60. № 9. С. 1319—1325. (Совместно с А. Е. Катениным).

1976. К флоре печеночных мхов массивов байджарахов острова Котельного (Новосибирские острова) // Бот. журн. Т. 61. № 4. С. 538—543. (Совместно с О. И. Суминой).

К флоре печеночных мхов Центрально-лесного государственного заповедника (Калининская обл.) // Новости сист. низш. раст. Т. 13. С. 214—219. (Совместно с М. П. Ахминовой).

1977. К флоре печеночных мхов Арктики. Остров Большой Бегичев // Новости сист. низш. раст. Т. 14. С. 234—236.

1978. Печеночные мхи в растительных сообществах Центрально-лесного государственного заповедника // Новости сист. низш. раст. Т. 15. С. 221—231.

Два интересных вида печеночных мхов с острова Врангеля // Бот. журн. Т. 63. № 10. С. 1460—1466.

Флора печеночных мхов // Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива. Л.: «Наука». С. 97—101.

1979. К флоре печеночных мхов Арктики. Полуостров Челюскин // Новости сист. низш. раст. Т. 16. С. 196—201.

Листостебельные и печеночные мхи мыса Челюскин // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: «Наука». С. 54—60. (Совместно с Л. С. Благодатских и Н. В. Матвеевой).

К флоре листостебельных и печеночных мхов окрестностей бухты Марии Прончищевой (северо-восточный Таймыр) // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: «Наука». С. 133—139. (Совместно с Л. С. Благодатских и Н. В. Матвеевой).

1980. К флоре печеночных мхов бассейна р. Буреи (Амурская обл.) // Новости сист. низш. раст. Т. 17. С. 231—234. (Совместно с Ю. И. Прейс).

1981. Печеночные мхи среди лишайников плато Тулай-Киряка (северо-восточный Таймыр) // Бот. журн. Т. 66. № 5. С. 684—694.

Печеночные мхи в районе среднего течения р. Сулы (Малоземельская тундра) // Новости сист. низш. раст. Т. 18. С. 208—212. (Совместно с С. А. Грибовой и Т. К. Юрковской).

К флоре печеночных мхов Таймыра // Бриолихенологические исследования высокогорных районов и Севера СССР. Л.: «Наука». С. 42—43.

1982. К флоре печеночных мхов острова Большой Ляховский (Новосибирские острова) // Бот. журн. Т. 67. № 12. С. 1669—1674.

Редкий вид *Lophozia heteromorpha* Schust. et Damsh. в Советском Союзе // Новости сист. низш. раст. Т. 19. С. 204—208.

1983. К флоре печеночных мхов болот Северо-Запада СССР // Новости сист. низш. раст. Т. 20. С. 190—193. (Совместно с Е. О. Кузьминой).

1986. Печеночные мхи окрестностей пос. Кресты (подзона южных тундр, западный Таймыр) // Южные Тундры Таймыра. Л.: «Наука». С. 80—88.

Печеночные мхи // Горные фитоценотические системы Субарктики. Л.: «Наука». С. 77—91.

Apotreubia nana в Советском Союзе // Бот. журн. Т. 71. № 1. С. 94—97.

К флоре печеночных мхов района реки Матюйяха (полуостров Ямал) // Бот. журн. Т. 71. № 5. С. 642—649. (Совместно с О. В. Ребристой).

1987. К флоре печеночных мхов острова Врангеля // Бот. журн. Т. 72. № 7. С. 901—903.

Материалы к флоре печеночных мхов Витимского государственного заповедника (Центральная Сибирь) // Бот. журн. Т. 72. № 8. С. 1065—1068. (Совместно с Л. В. Бардуновым).

К флоре печеночных мхов Ленинградской области // Новости сист. низш. раст. Т. 27. С. 213—217. (Совместно с А. Д. Потемкиным).

1994. Мохообразные Дарвинского Государственного заповедника // Флора и растительность Тверской области. Тверь. С. 13—24. (Совместно с Л. А. Волковой, А. Д. Потемкиным, Н. Д. Немцевой).

2000. Печеночники Таймыра // Бот. журн. Т. 85. № 11. С. 42—62. (Совместно с Н. В. Матвеевой).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58

© Г. М. Борисовская

R. Crang, A. Vassilyev. Plant anatomy on CD ROM (Electronic resource). McGraw-Hill, 2002. (*Р. Крэнг, А. Васильев.* Анатомия растений на компакт-диске (электронный ресурс). Изд-во Мак-Гроу-Хилл, 2002)[1]

G. M. BORISOVSKAYA. *R. CRANG, A. VASSILYEV.* PLANT ANATOMY ON CD ROM (ELECTRONIC RESOURCE). McGRAW-HILL, 2002

Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб. 7/9, каф. ботаники
E-mail: marinaromanova@mail.ru
Поступила 28.01.2003

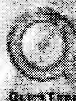
Издательство McGraw-Hill, одно из крупнейших американских издательств, выпустило иллюстрированное пособие по анатомии растений «Electronic Plant Anatomy». Его авторы: R. Crang, в течение ряда лет читающий соответствующий курс в Иллинойсском университете (США), и А. Е. Васильев (Ботанический институт им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, С.-Петербург) — один из авторов популярного отечественного учебника «Ботаника. Анатомия и морфология растений», (1-е изд. 1978; 2-е изд. 1988).

Каждый, кто преподает анатомию растений, знает о тех трудностях, которые возникают при знакомстве студентов с микроскопическими препаратами. Стремясь сделать более полноценным восприятие структуры растений, авторы учебников насыщают их рисунками и фотографиями, а иногда выпускают специальные атласы, помогающие проработке университетских курсов. Таких пособий (все они печатные) по анатомии растений немного, из известных мне назову альбом, составленный R. Popham (1952) «Developmental plant anatomy. A workbook for use in a general course», где подобраны черно-белые фотографии препаратов, которые рассматривают студенты, а также «Pflanzenanatomisches Praktikum», написанный W. Braune, A. Lehman и H. Taubert (1971). Приведенные в этих изданиях фотографии из-за ограниченных технических возможностей, а тем более рисунки, даже выполненные самым тщательным образом, не адекватны тому, что видит студент на препарате.

Вот почему я приветствую появление иллюстрированного пособия «Electronic Plant Anatomy». Оно снимает упомянутые трудности: учащийся видит на экране компьютера увеличенное изображение, точно соответствующее препарату.

Пособие Crang и Васильева содержит свыше 670 (!) иллюстраций. Это в большинстве своем цветные изображения того, что видит на препаратах студент, изучающий строение растительных клеток, тканей и органов. Полезное дополнение к ним — морфологические рисунки, позволяющие сориентироваться в структуре

[1] CD-ROM. System requirements: Windows: Pentium 133 or greater, Windows 98 or greater, 4x CD-ROM (optimized) 800 × 600 × 16 bit color; Macintosh; PowerPC 120 or greater. MAC OS 8.5 or newer, 800 × 600 × 15 bit color. (1 компакт-диск. Систем. требования: Windows: Pentium 133 и выше, Windows 98 и позднее; дисковод 4x CD-ROM (оптимизированный); 800 × 600 × 16 цветной монитор; Macintosh: компьютер Power PC 120 и выше; MAC OS 8.5 и позднее, 800 × 600 × 15 цветной монитор).



целого растения. Каждая глава (unit) пособия (а всего их 24) предваряется кратким введением. Иллюстрации в большинстве случаев снабжены необходимыми комментариями. Освоению материала помогает словарь основных терминов. Все это позволяет использовать диск не только на аудиторных занятиях, но, что особенно существенно, при индивидуальной работе. Этому в немалой степени способствует возможность работать с персональным компьютером, который для молодежи более привлекателен, чем печатные формы. Программные возможности пособия позволяют увеличивать детали, убирать подписи к ним и таким образом использовать «Electronic Plant Anatomy» для проверки знаний. Глава «Природа растений» в сжатой форме вводит читателя в круг вопросов, характеризующих специфику высших растений, их строение, размножение, эволюцию. Главы «Клетка», «Митоз, цитокинез и апикальная меристема», «Клеточная стенка» включают более 80 оригинальных иллюстраций, нам они представляются наиболее современными и интересными в этом электронном атласе. Глава «Паренхима и колленхима» привлекает обстоятельностью и разнообразием подобранного материала; он иллюстрирован более чем 25 световыми и электронными микрофотографиями и схемами. То же можно сказать и о главе «Склеренхима», где на многочисленных фотографиях помимо традиционного изображения каменистых клеток груши представлены разнообразной формы и происхождения склереиды и волокна. Более 40 примеров, иллюстрирующих главу «Эпи-

дерма», дают полное представление о разнообразии этой ткани у цветковых растений. В главах «Ксилема» и «Флоэма», важнейших для понимания строения и жизнедеятельности растения, приведены многочисленные примеры, многие из которых традиционны для отечественных курсов анатомии растений; помимо световых фотографий очень информативны микрофотографии, сделанные с помощью трансмиссионного и сканирующего электронного микроскопов. В небольшой главе «Камбий» ценны схемы, дающие представление о делении камбия, а особенно — прекрасно выполненные микрофотографии камбия у голосеменных и цветковых растений. Главы «Корень первичного строения» и «Корень вторичного строения» содержат как традиционные изображения апикальной меристемы, корней лютика в фазе прото- и метаксилемы, развития корневого волоска, эндодермы, заложения бокового корня, так и электронные микрофотографии тканей корня. Эти главы, на мой взгляд, дают достаточно полную информацию о структуре данного органа.

Глава «Стебель. Первичное и вторичное строение» дает представление о строении апикальной меристемы двудольных и однодольных растений и о разнообразии строения стебля однодольных растений (кроме обычно изучаемых кукурузы и пшеницы, приведены также изображения стебля бамбука, камыша, ситника и др.), однако стебель двудольных растений представлен крайне ограниченно. «Аномальное строение стебля» демонстрируется на примере *Menispermum* sp., но на фотографии дополнительные камбии, о которых идет речь в тексте, не видны. Очень богато иллюстрирована глава «Древесина». Включенный в нее ключ для определения древесин поможет студентам оценить значимость этого признака для систематики. Как правило, в вузовских курсах изучается перидерма на примере бузины. Несомненный интерес как для преподавателей, так и для студентов представят материалы главы «Перидерма», демонстрирующие различные типы строения и способы заложения перидермы и корки как у знакомых видов растений, так и у экзотических. Несомненно выходит за рамки университетского курса глава «Секреторные структуры», проиллюстрированная почти полусотней прекрасных фотографий, неизвестных широкой аудитории. Главы «Лист. Общее строение» и «Лист. Экологическая анатомия» дадут студентам начальное представление о внешнем и внутреннем строении листа цветковых растений. Следующие 3 главы посвящены репродукции растений и полно иллюстрируют строение и развитие цветка, процессы микро- и мегаспорогенеза и микро- и мегагаметогенеза, тогда как глава «Семя, плод и проростки» ограничивается общими представлениями. Меня не удовлетворила классификация плодов, основанная лишь на консистенции околоплодника. Весьма полезна для студентов последняя глава, посвященная знакомству с такими современными методами анатомии растений, как рентгеновский микроанализ, авторадиография, замораживание-скалывание, локализация ферментов, морфометрия и др.

Появление «Electronic Plant Anatomy» представляет редкую возможность познакомиться с развернутой программой подготовки по анатомии растений студентов американских вузов. И хотя иллюстрированное пособие это не учебник, тем не менее подбор объектов, их интерпретация не могут не отражать концепции всего курса. В противоположность традициям, сложившимся в отечественных вузах, изучения структуры растения в процессе его развития и структуры побега как результата заложения в апикальной меристеме листьев и их дальнейшего роста, т. е. с позиций теории листовых следов, которая так успешно развивалась в нашей стране в работах В. Г. Александрова, В. К. Василевской и Е. А. Кондратьевой, строение стебля в обсуждаемом атласе представлено формально. По всей видимости, авторы не ставили перед собой цели излагать концепцию формирования стебля в онтогенезе, но тогда для чего помещена схема из учебника Weier, Stocking, Barbour (1974) «Botany: an introduction to plant biology», 5th ed., показывающая строение стебля двудольного растения на разных его уровнях (глава «Проводящие ткани. Ксилема»)? Замечу, кстати, что эта схема сделана неверно. Есть недостатки и в интерпретации структурных адаптаций растений к условиям обитания. Это выражено в не совсем удачном подборе объектов. *Nerium oleander*, *Cycas* sp. и тем более *Phormium tenax* вряд ли

можно считать ксерофитами. Не лучший в методическом отношении пример *Salsola* — в первую очередь типичного галофита, а не суккулента, как это приведено в рецензируемом курсе. Для большинства листьев гидрофитов ошибочно указывается на отсутствие межклетников, тем более, что на рисунках они есть. Достижения отечественных анатомов-экологов повысили бы дидактическое и научное значение «Electronic Plant Anatomy».

В целом иллюстрации, помещенные в электронном пособии, тщательно прокомментированы, но на некоторые неточности укажу в надежде на то, что при переиздании авторы внесут исправления. Так, в главе «Корень» имеются разночтения. В одном случае сказано, что из перицикла образуется зачаток бокового корня, в другом — что из перицикла образуются придаточные корни. Вероятно, студент не сможет самостоятельно разобраться, чем же в этом случае отличаются боковые и придаточные корни.

Подбор иллюстраций в значительной мере совпадает с теми объектами, которые традиционно включаются в практические занятия, проводимые в отечественных вузах. Общепринятая терминология, доступный для неанглоязычного читателя текст, четкие подписи к иллюстрациям делают «Electronic Plant Anatomy» полезным пособием для преподавания и самостоятельного изучения строения растений. Не умаляя значения печатных учебников, я не только поддерживаю электронное пособие по анатомии растений, но и хочу обратить внимание на полезность участия квалифицированных специалистов в заполнении сетевого вакуума учебных пособий по ботанике.

УДК 019.941.002.01 : 58 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 7

© Б. М. Миркин,[1] А. А. Мулдашев,[2] Л. Г. Наумова[3]

И. А. Губанов, К. В. Киселева, В. С. Новиков, В. Н. Тихомиров. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 1. Папоротники, хвощи, плауны, голосеменные, покрытосеменные (однодольные). М., 2002. 526 с.

B. M. MIRKIN, A. A. MULDASHEV, L. G. NAUMOVA.
I. A. GUBANOV, K. V. KISELEVA, V. S. NOVIKOV, V. N. TICHOMIROV.
ILLUSTRATED KEY OF PLANTS OF MIDDLE RUSSIA. VOL. 1.
FERNS, HORSE-TAILS, CLUB-MOSSES, GYMNOSPERMS ANGIOSPERMS (MONOCOTYLEDONS).
MOSCOW, 2002. 526 p.

[1, 2] Институт биологии УНЦ РАН
[3] Башкирский государственный педагогический университет, Уфа
Поступила 12.11.2002

Правильное определение видов растений — первое условие успеха не только флористических или геоботанических исследований. Оно необходимо для любого изучения растений — биохимического, кариологического и т. п. Только правильное установление вида позволяет определить область экстраполяции полученных результатов, что является конечной целью любого исследования.

Для центральной части Европейской России издано наибольшее количество различных определителей и флор. Тем не менее определителей даже для этого региона катастрофически не хватает. Особенно острый дефицит этих изданий ощущается в высших учебных заведениях. Поэтому начало издания нового «Иллюстрированного определителя растений Средней России» явление отрадное. Эти книги будут востребованы.

«Определитель» продолжает московскую традицию такого рода изданий, которая была начата «Иллюстрированной флорой Московской губернии» Д. П. Сырейщикова

(1906—1914). Он в целом построен традиционно и отличается от аналогичных отечественных изданий, главным образом, богатыми иллюстрациями. Ключи составлены по дихотомическому принципу. Отделы, классы и семейства расположены по общепринятой системе Энглера, роды и виды внутри родов — в алфавитном порядке латинских названий. «Определитель» позволяет определять сосудистые растения до вида на обширной территории с центром в Московской обл.: на севере — включая Вологодскую обл., на западе — Брянскую, на юге — Воронежскую, а на востоке — Республику Татарстан. Как заявлено в аннотации к I тому, определитель предполагается издать в 4 томах (впрочем, во введении почему-то сказано, что определитель издается в 3 томах), которые в целом будут включать около 2000 наиболее распространенных видов. В определитель также включены важнейшие культурные растения.

Рецензируемый том включает около 500 видов из отделов папоротникообразных, хвощеобразных, плаунообразных, голосеменных и класса однодольных покрытосеменных растений. Во введении, кроме общей характеристики структуры определителя, даются краткие сведения о номенклатуре растений и объясняется, как пользоваться определительными таблицами.

Особенно удачен раздел «Важнейшие морфологические термины, используемые при описании и определении растений». В доступной, понятной даже школьникам форме приводятся описания морфологических признаков и их общепринятые названия. Раздел прекрасно иллюстрирован многочисленными примерами. По сути этот раздел является «кратким курсом морфологии сосудистых растений».

Определительные таблицы с некоторыми исправлениями заимствованы из «Определителя сосудистых растений центра Европейской России» (Губанов и др., 1991) этих же авторов, который хорошо апробирован и выдержал два издания. Ключ для определения семейств большей частью построен на комбинации генеративных и вегетативных признаков, хорошо иллюстрирован, поэтому удобен и прост в пользовании. Таблицы по определению родов и видов внутри них сгруппированы по отделам (и классу однодольных покрытосеменных растений). После определительных таблиц приводятся виды в алфавитном порядке латинских названий. Латинские названия всех таксонов, а также некоторые русские, снабжены ударениями.

Информация об отдельном виде, которая в этом издании как правило занимает одну страницу, включает латинское и русское названия растения с наиболее употребительными синонимами, дополнительное морфологическое описание, сведения о распространении и встречаемости (на Земном шаре, в России и в Средней России), фенологии, экологии, способах размножения, полезных свойствах и использовании. Кроме того, отмечены виды, включенные как редкие в Красную книгу Московской обл., а также ядовитые растения. Дополнительная морфологическая характеристика каждого вида призвана облегчить определение растений. Особенно хорошо описаны жизненные формы растений и их вегетативная сфера. Эта информация будет полезна при определении многих таксонов (осоки, злаки и др.) в вегетирующем состоянии. Это тем более ценно, что в ключах традиционно делается упор на сферу генеративных признаков, а на практике растения приходится определять в любом возрастном состоянии.

Номенклатура хорошо выверена, единичные опечатки касаются только дефисов и точек после авторов. Семейства, судя по определительной таблице, приняты в прежних широких границах (кроме папоротникообразных) и сохранены многие традиционные названия, такие как *Cruciferae*, *Leguminosae*, *Umbelliferae* и др. Т. е. отсутствуют современные, мало прижившиеся дробления отдельных семейств, что вполне оправдано для изданий такого рода.

Несомненным достоинством определителя является обилие рисунков, которые в значительной степени упрощают идентификацию растений. Из около 500 видов, охарактеризованных в I томе, для 411 приведены рисунки общего вида растения, а для большинства из них — отдельных частей (цветка, листа и др.). Рисунки стандартизированы, выполнены в единой технике, что облегчает их сравнимость и в ряде случаев дает возможность определять растения только по иллюстрациям.

К сожалению, не все иллюстрации растений снабжены изображениями отдельных органов, которые трудно или громоздко описываются словами, но имеют важное значение в определении растений. Например, можно было бы поместить поперечные срезы стеблей хвощей, строение колосков для всех злаков и т. п. Свободных мест для этого в тексте предостаточно. Информативность рисунков значительно повысилась бы, если бы они были снабжены масштабными линейками. Следует отметить, что в отличие от зарубежных стран определители-атласы у нас большая редкость. Достаточно сказать, что первым и последним иллюстрированным атласом для этого региона была уже упомянутая работа Сырейщикова. И в этом отношении рецензируемая работа является бесспорным достижением в сфере ботанической литературы для широкого читателя.

В указателе к определителю, к сожалению, приводятся только названия семейств и родов, что усложняет поиск таксонов в тексте. Например, для пользователя, не знакомого с латинскими названиями, будет трудно найти какой-либо вид из рода осока. Их в определителе около 60 видов, а в тексте они приводятся в порядке латинского алфавита. Кроме того, как известно, ботаники часто пользуются указателями в качестве подручного справочника для правописания названий видов и их авторов, для подсчета видов в родах в данном регионе и пр.

Единственным существенным недостатком рецензируемого определителя является его громоздкость — 4 (или 3) тома большого формата. Это ограничивает возможности использования книг, особенно в полевых условиях. Предпосылки для сокращения объема определителя, а значит и его стоимости, у авторов были, и немалые. Например, в тексте полностью отсутствуют какие-либо сокращения, которые имеются практически в любом издании такого профиля и не создают никаких неудобств; большинство страниц на четверть, а то и больше, не заполненные. Наверное, на одной странице можно было поместить информацию сразу по двум растениям. Уменьшение размеров рисунков в два раза и использование общепринятых сокращений в тексте позволило бы сократить объем всего издания по крайней мере в два раза. Несомненно, что данный «Определитель» будет в будущем неоднократно переиздаваться. Хочется надеяться, что в последующих переизданиях определителя эти замечания будут приняты во внимание.

Несмотря на высказанные замечания, которые касаются только технической стороны издания и нисколько не умаляют сути работы, можно констатировать, что «Определитель» заслуживает самой высокой оценки и является вкладом в ботаническую литературу XXI в. Им могут пользоваться все — от профессиональных ботаников до школьников.

Рецензируемый «Определитель» — это одна из последних работ замечательного русского ботаника Вадима Николаевича Тихомирова. Как отмечено в кратком некрологе, который помещен в книге, Тихомиров был в числе инициаторов создания обстоятельного иллюстрированного приложения к ранее выпущенному определителю сосудистых растений центра Европейской России. Со свойственной ему энергией он взялся за составление общих разделов — характеристику морфологических терминов и ключ для определения семейств. Уже будучи тяжело больным, он смог просмотреть материалы, подготовленные для I тома, хотя до его выхода из печати он не дожил.

Эта прекрасная книга навсегда останется памятником замечательному ученому, много сделавшему для ботаники.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Губанов И. А., Киселев К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Определитель сосудистых растений центра Европейской России. М., 1991. 400 с.

Сырейщиков Д. П. Иллюстрированная флора Московской губернии / Под ред. А. Н. Петунникова. Ч. 1—4. М., 1906—1914.

УДК 075 : 0.02.3 : 581.5

Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 7

 Н. В. Абрамов

О. Г. Баранова. Местная флора Удмуртии. Анализ, конспект, охрана: учебное пособие. Ижевск, 2002. 199 с.

N. V. ABRAMOV. *O. G. BARANOVA.* REGIONAL FLORA OF UDMURTIA. ANALYSIS, CHECK-LIST, CONSERVATION: TEXTBOOK. IZHEVSK, 2002. 199 p.

Марийский государственный университет
424001 Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1, кафедра ботаники, экологии
и физиологии растений
Поступила 17.01.2003

В учебном плане по специальности 011600 — биология для государственных университетов в числе рекомендуемых спецкурсов приводится «Местная флора». В целом ряде университетов курс этот ведется по авторским программам с соответствующими внутривузовскими пособиями. Отсутствие единого общеприемлемого пособия, естественно, несколько затрудняет подготовку специалистов для целой отрасли ботанической науки — флористики, роль которой в изучении биоразнообразия Земли трудно переоценить. Тем более, что в России она развивается своим путем, оформившимся в сравнительную флористику, перспективы развития которой во многом зависят от сохранения преемственности знаний и кадров, притока молодежи (Юрцев, 2000).

В этой связи рецензируемое пособие О. Г. Барановой, изданное в Ижевске Удмуртским государственным ун-том (УдмГУ), можно назвать конкретным практическим вкладом в решение этих задач. Следует сказать, что этот ВУЗ, наряду с вузовскими центрами в Москве, С.-Петербурге, Перми, Казани и др., в европейской части России является одним из активно развивающихся центров флористических исследований.

Пособие содержит 6 глав. В главе 1 «История изучения растительного покрова Удмуртии» в лаконичной форме дан краткий обзор 3 этапов флористического изучения современной территории Удмуртии в течение двух с половиной веков с середины XVIII в. Ее флора была предметом исследования таких выдающихся ученых, как с П. Паллас (1778), К. А. Мейер (1848), П. Н. Крылов (1885), С. И. Коржинский (1898), А. П. Ильинский (1815). Наиболее целенаправленно исследования с середины прошлого века велись здесь удмуртскими ботаниками, в частности Т. П. Ефимовой (1963, 1972 и др.), к концу века — с участием коллектива кафедры ботаники Удмуртского государственного ун-та, включая автора пособия О. Г. Баранову (1988, 2000 и др.).

В главе 2 «Методика флористических исследований» (3.5 стр.), кроме традиционного маршрутного метода, приводится метод выборочных проб флоры или метод локальных флор (конкретных флор по А. И. Толмачеву), эффективно используемый флористами Санкт-Петербурга (Ботанический ин-т им. В. Л. Комарова РАН, С.-Петербургский государственный ун-т), Ижевска, Томска, Йошкар-Олы. На мой взгляд, описание методов, особенно второго, следовало бы расширить. Дело в том, что учебное пособие Б. А. Юрцева и Р. В. Камелина (1987) по основным понятиям флористики давно уже стало библиографической редкостью, а методические указания В. В. Туганаева и О. Г. Барановой (Методы..., 1992), как и другие подобного рода издания, — малодоступное внутривузовское издание УдмГУ. От себя добавлю: метод локальных флор весьма удобен и практичен для работы со студентами, он посилен для студентов в выполнении ими курсовых и дипломных работ.

Глава 3 (5 стр.) посвящена ботанико-географическому районированию территории Удмуртии, основанному на геоботанических и флористических материалах, включая исследования автора.

Следующая, 4-я глава «Конспект флоры Удмуртии» (120 стр.), содержит список растений рассматриваемой флоры с весьма тщательно выверенной номенклатурой. Он включает характеристики основных (типичных) местообитаний, особенности распространения, эко-биоморфные черты, полезные или другие свойства каждого вида. Это современный Конспект, основанный как на литературных данных и критически просмотренных материалах всех имеющихся коллекций в различных Гербариях, так и на полевых сборах студентов и сотрудников УдмГУ, включая сборы и обработки автора пособия. Поэтому по значимости данный свод не уступает научным изданиям.

Не менее важной является глава 5 (22 стр.) «Анализ флоры», включающая методику и результаты анализа таксономической структуры, эколого-биоморфных черт, гео-экологического, эколого-ценотического состава флоры Удмуртии. Здесь же, в разделе «Хорологический анализ» автор рассматривает 2 подхода к анализу хорологической структуры флоры, а именно: хорологический и координатный биогеографический (метод биогеографических координат). В целом эта глава несет основную функциональную нагрузку пособия и этим оно и ценно.

Глава 6 (6 стр.) «Редкие растения флоры Удмуртии и их охрана» также по-преимуществу носит методический характер. Кроме причин редкости и исчезновения видов, в ней рассмотрены критерии и принципы оценки состояния популяций редких растений. Обсуждаются формы сохранения их в составе флор, методы регулярного контроля за состоянием популяций отдельных видов. Конкретный материал — Список раритетных видов рассматриваемой флоры — вынесен в Приложение. В нем даны сведения об их распределении по административным районам Удмуртии по 5 категориям их статуса (согласно категориям JUCN (1978) и Красной книги РСФСР (1988)).

Список литературы содержит 125 источников, расширяющих информационную базу пособия.

Следует заметить, что в пособии автором весьма разумно не рассматривается адвентивная часть флоры, так как она является результатом деятельности человека, а не естественного хода флорогенеза. Она, несомненно, требует особого подхода к ее изучению, поэтому необходимости его обсуждения в данном пособии, думаю, нет.

Работа выполнена в строгой авторской редакции, безукоризненна как по содержанию и стилю изложения, так и по техническому (полиграфическому) исполнению. Единственная, обнаруженная мною опечатка, на стр. 148: вместо слова «гидрофил» вкралось слово «гигрофил».

На мой взгляд, пособие это может быть использовано при чтении спецкурса «Местная флора» в любом другом вузе на всех биологических и географических специальностях с ботанической специализацией. Его надо издать бóльшим тиражом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ*

Юрцев Б. А. Некоторые перспективы развития сравнительной флористики на рубеже XXI века // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. Матер. V Рабоч. совещ. по сравнительной флористике. Ижевск, 1998. СПб., 2000. С. 12—19.

* Источники, указанные на стр. 1, имеются в списке литературы учебного пособия и поэтому в данной рецензии они не приводятся.

УДК 019.941.002.01 : 58 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 7

© И. М. Распопов

В. Г. Папченков. РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ВОДОЕМОВ И ВОДОТОКОВ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ. ЯРОСЛАВЛЬ, 2001

I. M. RASPOPOV. *V. G. PAPCHENKOV.* VEGETATION COVER OF WATERBODIES AND STREAMS OF THE MIDDLE VOLGA BASIN. YAROSLAVL, 2001

Институт озероведения РАН
196105 С.-Петербург, ул. Севастьянова, 9
Поступила 21.01.2002

Монография В. Г. Папченкова посвящена всестороннему анализу водной и прибрежной растительности очень интересного географического региона — Среднего Поволжья, расположенного на стыке лесной и степной зон, на путях миграции видов как в широтном, так и в меридиональном направлениях. Работа является серьезным вкладом в теорию формирования, развития и функционирования водных и переувлажненных экосистем.

Монография состоит из двух частей. В 1-й части монографии указаны объекты, методы исследований и объем собранного материала. За 20-летний период Папченков накопил колоссальный полевой материал из почти 900 озер, водохранилищ, прудов и водотоков. Им составлены флористические списки для каждого обследованного водоема, закартирована растительность всех изученных водных объектов, собрано и обработано более 5 тыс. гербарных образцов, отобрано более 500 проб на биомассу и химический состав растений.

Автор разработал и применил новую методику для сбора полевого материала и его камеральной обработки. Им предложены методы и формулы для определения площадей зарастания водотоков, введен новый показатель интенсивности зарастания, выражаемый в единицах фитомассы на единицу площади. По этому показателю выработана 8-балльная шкала интенсивности зарастания водных экосистем. Введен также показатель степени зарастания, означающий процентное отношение площади зарослей в водоеме к площади его акватории. На основании данного показателя водоемы подразделены В. Г. Папченковым на 8 классов. Проанализировав ряд методов определения коэффициентов сходства и убедившись в их неточности, автор монографии предложил свою формулу расчета коэффициентов сходства фитоценозов.

В 1-й части монографии приводится подробная физико-географическая характеристика района исследования. Рассматриваются границы территории Среднего Поволжья, его геология, геоморфология, почвы, растительность. Хорошо и детально разобрана гидрографическая сеть и озерность территории, при этом уделено достаточно внимания водохранилищам и прудам. Исследователь предложил свое природное районирование Среднего Поволжья на основе бассейнового принципа в сочетании с комплексной оценкой природных условий в пределах выделенного района. Панченков подразделил Среднее Поволжье на 16 природных районов и привел их характеристики.

Основную и оригинальную составляющую монографии представляет 2-я часть, посвященная гидроботанической характеристике водоемов Среднего Поволжья, в которой с экологических позиций проведен всесторонний анализ флоры, растительности, продукционных характеристик и закономерностей зарастания водных объектов.

Анализ структуры флоры макрофитов Папченков применил к различным типам водоемов и к природным районам. Им вскрыта закономерность снижения флористического богатства водоемов Среднего Поволжья в направлении с северо-запада на юго-восток.

На основе статистического анализа географического состава флоры выделены 7 региональных и 13 зональных групп ареалов видов, сочетание которых дает 45 типов ареалов. Установлены закономерности распространения растений различных типов ареалов в пределах Среднего Поволжья. Введена новая 4-балльная шкала активности

видов, выражающаяся в произведении баллов встречаемости и обилия. Подробно разобраны особенности флоры разных типов водных экосистем и определены коэффициенты сходства флор водоемов во всех природных районах Среднего Поволжья.

При характеристике флоры водных растений Среднего Поволжья большое внимание уделено ранее нередко игнорируемой проблеме гибридизации видов. Хорошее знание исследователем систематики и экологии растений позволило найти в составе флоры изученного района 51 гибридный таксон и привести описания новых видов рода *Veronica* и гибридных видов рода *Potamogeton*. По мнению автора, большое количество гибридных видов на исследованной территории может быть объяснено наличием свободных площадей и экониш, которые возникают при создании искусственных водоемов. Учет гибридных таксонов позволил Папченкову по-иному взглянуть на соотношение настоящих водных и прибрежно-водных растений, в результате чего удалось выявить полное таксономическое разнообразие изучаемого водоема и установить, что в нем максимальное разнообразие имеют истинно водные растения.

Значительный интерес представляет теоретическая часть главы 4, в которой рассмотрены различные классификации растительности, при этом автор отдает предпочтение доминантно-детерминантной системе. Приведена оригинальная классификация водной растительности, в которой формации выделяются в основном по эдификаторному виду растений. Однако не совсем логично в одну формацию харовых водорослей объединены ассоциации, образованные видами различных родов харофитов. Объединение всех сообществ харовых водорослей в одну формацию автор книги объясняет малым количеством фактического материала, однако такое пояснение не кажется обоснованным и ведет к нарушению стройности классификации. То же самое относится к 12-й и 16-й формациям мелколистных рдестов и шелковников.

Характеристика ассоциаций с указанием экологических условий произрастания приводится по одной схеме, что очень удобно для восприятия. Для большинства ассоциаций даны значения сырой, абсолютно сухой и органической массы.

Достойное место в монографии отведено всестороннему анализу показателей фитомассы и продукции высших водных растений. Установлено, что за счет постоянного притока элементов минерального питания фитомасса макрофитов в реках примерно на 25 % выше по сравнению с таковой в водоемах замедленного водообмена. В то же время экология видов сказывается на величине фитомассы в различных водоемах. Так, макрофиты, с трудом переносящие течение, создают бóльшую фитомассу в озерах.

Папченков считает необходимым помимо сухого веса укосов, количества органического вещества и заключенной в растительных остатках энергии проводить учет сырой фитомассы, ибо именно она проходит цикл превращений в живой природе. Поэтому в работе содержатся добротные материалы по биомассе в сыром, абсолютно сухом, беззольном растительном веществе и в энергетических единицах для всех сообществ макрофитов, для всех типов водоемов и для каждого природного района Среднего Поволжья, а также для региона в целом.

Большое место в монографии уделено годовой продукции макрофитов. Сопоставляя литературные данные с материалами собственных исследований, он приходит к выводу о необходимости введения коэффициентов (их величины приведены в книге) для расчета годовой продукции на основе фитомассы как для надземных, так и для подземных органов растений.

Завершает монографию обстоятельная глава, описывающая закономерности зарастания всех типов водоемов Среднего Поволжья.

В заключение следует подчеркнуть, что монография В. Г. Папченкова «Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья» представляет собой труд, в котором поставлены и решены некоторые теоретические вопросы гидроботаники. Книга является первой полной сводкой по флоре, аут- и синэкологии макрофитов и растительности водоемов обширной территории Среднего Поволжья и будет, несомненно, полезна научным работникам и специалистам природоохранных и хозяйственных учреждений.

УДК 019.941 : 002.01 : 58 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 7

© И. А. Губанов, В. Н. Павлов

М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков. Зонтичные (*Umbelliferae*) Киргизии / Под ред. Р. В. Камелина. М.: KMK Scientific Press Ltd., 2002. 286 с.

I. A. GUBANOV, V. N. PAVLOV. *M. G. PIMENOV, E. V. KLJUYKOV.* THE *UMBELLIFERAE* OF KIRGHYZIA. MOSCOW, 2002. 286 p.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119992 Москва, Ленинские горы, МГУ, биофак, Гербарий
E-mail: balandin@herba.msu.ru
Поступила 07.02.2003

Флористы вправе гордиться созданием 30-томной «Флоры СССР», в которой охарактеризован флористический состав 1/6 части суши земного шара, а также «Флор» большинства союзных республик и ряда крупных регионов России. Республиканские «Флоры» оказались весьма неравноценными по степени выявления фактического видового состава и глубине проработки материала. Наряду с первоклассными сводками, в значительной мере развивающими и дополняющими «Флору СССР» (назовем в качестве примеров «Флоры» Украины, Узбекистана, Таджикистана, Армении), появились и сочинения, фактически целиком базирующиеся на «Флоре СССР»; их научное значение, естественно, менее значимо.

Одной из таких малоинтересных сводок оказалась 11-томная «Флора Киргизской ССР» (1950—1965) с двумя весьма своеобразными дополнениями. Основными причинами неудачи этой работы, как нам кажется, можно считать: 1) флора Киргизии, особенно глубинных, малодоступных районов Центрального Тянь-Шаня, до последнего времени остается недостаточно изученной, а местами — почти «белым пятном»; 2) «Флору Киргизии» создавали почти исключительно местные ботаники, не имевшие достаточного опыта флористических исследований, мало обращавшиеся к коллегам известных ботанических центров и не всегда полностью изучавшие гербарные фонды этих центров. То, что редакторами первых томов значатся известные ученые Ленинграда и Ташкента, не должно вводить в заблуждение — по-настоящему они не были включены в процесс обработки материалов и литературное оформление итогов.

Интенсивные экспедиционные исследования растительного покрова Киргизии, осуществленные во второй половине XX столетия как местными, так и приезжими ботаниками, поставили на повестку дня создание совершенно новой сводки о мире растений этого интереснейшего региона Средней Азии. Вероятно, первым это стремление начал осуществлять видный российский птеридолог А. И. Шмаков. Он написал хороший флористический конспект папоротникообразных Киргизии, который, к сожалению, так и остался неопубликованным, а лишь депонированным в ВИНИТИ и потому незаслуженно малоизвестным. После распада СССР о втором издании «Флоры Киргизии» можно было лишь мечтать. Авторам рецензируемой книги — известным знатокам зонтичных М. Г. Пименову и Е. В. Клюйкову — все-таки повезло: их произведение, первоначально замышлявшееся как один из томов новой «Флоры Киргизии», увидело свет как монография, хотя и спустя годы после того, как было написано и подготовлено к публикации. Здесь считаем уместным отметить с благодарностью решающую роль директора Ботанического сада МГУ В. С. Новикова в издании книги. Именно благодаря ему мы имеем теперь возможность получать информацию о зонтичных Киргизии из новейшей сводки, опубликованной с грифом «К 300-летию Ботанического сада МГУ».

Принято сравнивать преимущества нового произведения с предшествующими. В данном случае монографию М. Г. Пименова и Е. В. Клюйкова придется сопоставить с обработкой семейства зонтичных в 8-м томе «Флоры Киргизской ССР» (1959), осуществленной А. Г. Головковой, Л. И. Кащенко, Е. В. Никитиной, Л. И. Поповой, В. И. Ткаченко. По их данным, в республике в то время были известны 151

дикорастущий вид, относящийся к 55 родам семейства зонтичных, а также 8 культивируемых видов из 7 родов. В рецензируемой книге для республики приводится уже 193 дикорастущих вида из 63 родов, т. е. видовой состав возрос на 42 вида. Но дело даже не в этом достижении, хотя и весьма красноречивом. Как утверждают авторы, в процессе работы было описано 22 новых для науки вида. Вместе с тем ряд видов, ранее приводившихся для республики, наоборот, авторы «ликвидировали», синонимизировав их с ранее описанными или доказав ошибочность приведения их для данного региона. Следовательно, в целом элемент новизны еще выше, чем формально определяемый. И, конечно же, уровень обработки не может идти ни в какое сравнение с тем, что опубликовано почти полвека тому назад.

Как и полагается в серьезных флористических работах, авторы приводят для каждого рода и вида номенклатурные цитаты. Впечатляет номенклатурная характеристика видов — помимо источников первоописаний исчерпывающе показано, под каким названием данный таксон фигурирует во флористических сводках, охватывающих все республики Средней Азии, Казахстана, Западного Китая. Указаны типовые образцы и место их хранения. Далее следует подробное и очень четкое описание морфологии вида. Для многих видов описание дополняют удачно выполненные и отлично воспроизведенные оригинальные рисунки общего облика растения или отдельных органов, важных для идентификации таксонов, в первую очередь поперечные разрезы мерикарпиев. Названо время цветения и плодоношения данного вида. Приведены сведения о хромосомных числах, притом процитирована этикетка образца из Киргизии, с которого получены оригинальные данные по числу хромосом.

Кратко, но достаточно информативно указаны растительные сообщества, в которых обитает каждый вид зонтичных, его экологические особенности. Следует отметить, что такого рода данные — большая редкость в наших флористических сводках. Очень содержательны сведения о распространении всех видов в республике, для чего использована оригинальная схема ботанико-географических районов Киргизии, разработанная Р. В. Камелиным и впервые опубликованная в этом издании (с. 18). На 88 небольших по размерам картосхемах точечным методом очень наглядно продемонстрирована встречаемость видов в конкретных пунктах республики (с. 256—277). Показан общий ареал вида. В особую рубрику вынесены сведения о хозяйственном значении растения и его химическом составе (точнее — о содержании биологически активных соединений).

Очень важным, в значительной мере оригинальным разделом книги, является «Введение», в котором содержится общая характеристика семейства зонтичных (с. 19—27) и ключ для определения родов (с. 27—31). Даны также морфологическая характеристика всех родов, включенных в монографию, и важнейшая литература для каждого конкретного рода (помимо обширного общего списка литературы, занявшего 17 страниц мелкого шрифта — с. 239—255). Содержание этого списка также примечательно: помимо флористических, систематических, ботанико-географических работ существенную часть его занимают публикации по химии природных соединений, обнаруженных в зонтичных, обитающих и в Киргизии. Это также выделяет рецензируемую монографию из ряда подобных сводок разносторонностью и полнотой.

По существу самостоятельным разделом книги является раздел «Краткий очерк растительного покрова Киргизии» (с. 5—18), написанный Р. В. Камелиным. По сути дела практически все, что содержится в этом разделе (типологический обзор растительности, классификация типов высотной поясности и пр.), — новое слово в науке.

Не менее оригинален и заключительный раздел монографии «Сравнительный ботанико-географический анализ зонтичных Киргизии» (с. 219—229). В нем не только рассмотрена специфика состава семейства в сравнении со всеми соседними регионами (включая китайскую провинцию Синьцзян), но и проанализировано распределение видов по отдельным ботанико-географическим районам республики, предложена классификация географических элементов флоры зонтичных Киргизии, дан анализ высотного распределения видов, в результате которого выявлен максимум

разнообразия в пределах среднегорного (1400—2200 м над ур. м.) интервала высот. Столь же детально проанализирована эколого-ценотическая приуроченность зонтичных к различным типам растительности и разнообразным типам местообитаний.

Общий вывод о данной книге, на наш взгляд, может быть только одним — ботаническая наука обогатилась замечательным произведением и мы вправе поздравить авторов и редактора с публикацией данной книги. Можно лишь высказать сожаление, что при сравнительно большом формате книги (А4) она набрана в одну колонку, поэтому строчки получились чересчур длинными, неудобными для чтения, лучше был бы двухколоночный набор, но это, видимо, не зависело от авторов.

ХРОНИКА

УДК 06.53

© А. Ф. Лукницкая

II ВСЕРОССИЙСКАЯ АЛЬГОЛОГИЧЕСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ (22—25 ОКТЯБРЯ 2002 г., С.-ПЕТЕРБУРГ)

A. F. LUKNITSKAYA. THE 2nd ALL-RUSSIAN ALGOLOGICAL CONFERENCE (22—25 OCTOBER 2002, St. PETERSBURG)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 05.02.2003

С 22 по 25 октября 2002 г. в Санкт-Петербурге проходила II Всероссийская альгологическая конференция, организованная лабораторией альгологии Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН и секцией альгологии Русского ботанического общества. Проведение конференции было приурочено к 100-летию со дня рождения А. Д. Зиновой и к 95-й годовщине со дня рождения М. М. Голлербаха и В. И. Полянского.

Конференцию открыла **К. Л. Виноградова** (председатель оргкомитета). С приветственным словом выступил директор института **В. Т. Ярмишко.**

Минутой молчания собравшиеся почтили память недавно ушедших из жизни коллег — И. В. Макаровой, Т. В. Седовой, Б. В. Громова, О. Г. Кусакина, В. Н. Макарова, Ш. И. Когана.

Первая Всероссийская альгологическая конференция, которая состоялась в 1997 г. также в БИН РАН, вызвала большой интерес у российских альгологов и показала не только полезность, но и необходимость подобных общих профессиональных встреч, которые способствуют обмену информацией, координации исследований, живому обсуждению работы каждого и просто знакомству коллег друг с другом. В настоящее время в России возникают новые альгологические центры и появляются молодые специалисты, однако они зачастую работают изолированно. Поэтому целью конференции было способствование профессиональному объединению альгологов. Тематика заявленных докладов была традиционной: систематика, флористика, экология водорослей, проблемы антропогенной экологии и охраны природы, биохимия и экофизиология, гидробиология. При составлении программы секционные заседания не выделялись.

В программу II конференции было заявлено свыше 90 докладов, фактически было заслушано 40 докладов. Собралось около 60 специалистов — сотрудников институтов Российской академии наук, университетов, педагогических и сельско-хозяйственных высших учебных заведений из С.-Петербурга, Москвы, Мурманска, Архангельска, Сыктывкара, Кирова, Борка, Нижнего Новгорода, Владивостока, Петрозаводска, Миасса, Оренбурга и ближнего зарубежья (Одесса и Минск).

Все доклады были выслушаны и обсуждены с большим интересом. В целом конференция продемонстрировала, что альгология в России обладает большим научным потенциалом. Особенно отрадно отметить приток в альгологию молодых специалистов (которых на конференции было немало), работающих с применением новых методов.

Вместе с тем, многие проблемы, стоящие перед альгологией по-прежнему остаются далекими от решения. На конференции отмечалась необходимость активизации исследований в области систематики и флористики. По-прежнему далека от завершения инвентаризация таксономического и типологического биоразнообразия водорослей морей, континентальных водоемов и почв, мало уделяется внимания альгологическим исследованиям в заповедниках. По сегодняшний день остаются не обеспеченными специалистами многие группы водорослей, заметно ощущается отставание от мирового уровня в применении электронно-микроскопических методов изучения тонкой структуры водорослей, и, конечно, все еще остро стоит проблема кадрового обеспечения альгологии. Чрезвычайно важно не только развивать альгологические центры, традиционно существующие в крупных городах (С.-Петербург, Москва, Новосибирск), но и создавать новые в различных регионах России.

Особую благодарность в успешном проведении конференции следует выразить членам оргкомитета О. Н. Болдиной, Р. М. Гогореву (председатель оргкомитета — К. Л. Виноградова, секретарь оргкомитета — А. Ф. Лукницкая).

На конференции были прочитаны следующие доклады:

Виноградова К. Л. (С.-Петербург). М. М. Голлербах, А. Д. Зинова, В. И. Полянский и развитие альгологии в России.

Петров Ю. Е. (С.-Петербург). Особенности становления и перспективы развития альгологии в России.

Кондакова Л. В. (Киров). М. М. Голлербах и г. Киров.

Гончаров А. А. (Владивосток). Молекулярная филогения коньюгат (*Zygnemophyceae*, *Streptophyta*).

Гаврилова О. В. (С.-Петербург). Современные подходы к систематике коккоидных зеленых водорослей.

Заходнова Т. А. (С.-Петербург). Вид *Phymatolithon calcareum* в северных морях России.

Гогорев Р. М. (С.-Петербург). Географическое распространение рода *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*).

Жакова Л. В. (С.-Петербург). Харовые водоросли Ленинградской области.

Андреева В. М. (С.-Петербург). О некоторых особенностях роста в культуре почвенных зеленых водорослей Севера.

Анисимова О. В., *Танченко Е. М.* (Москва). Альгофлора Зоринских болот Центрально-черноземного государственного заповедника.

Степанова Т. Н. (Оренбург). Альгофлора Оренбуржья.

Теренько Л. М. (Одесса). Новые для Черного моря виды динофлагеллят.

Волошко Л. Н. (С.-Петербург). Золотистые водоросли (*Chrysophyceae*, *Synurophyceae*) водоемов России.

Патова Е. Н. (Сыктывкар). Разнообразие синезеленых водорослей в экосистемах восточно-европейских тундр.

Виноградова Е. Н. (Москва). Видовой состав эвгленовых водорослей г. Москвы по сборам 1998—2001 гг.

Свирид А. А. (Минск). Количественные показатели разновеликих флор диатомовых водорослей.

Воденеева Е. Л., *Юлова Г. А.* (Н. Новгород). Состав и экологическая характеристика альгофлоры рек и озер заповедника «Керженский» (Нижегородская обл.).

Комулайнен С. Ф. (Петрозаводск). Роль таксономических и экологических групп водорослей в формировании перифитона в реках.

Максимова О. В. (Москва). Новые для Белого моря формы фукоидов.

Георгиев А. А. (Москва). Новый метод отмывки эпифитных диатомей и прочность их связи с субстратом как экологическая характеристика ряда видов.

Михайлова Т. А. (Архангельск). Конкурентные взаимодействия между *Laminaria saccharina* и *L. digitata* — доминантами ламинариевых сообществ Белого моря.

Митясева Н. А. (Москва). Макрофиты банки Марии Магдалины.

Стенина А. С., *Заварзина М. Н.* (Сыктывкар). Диатомовые водоросли эпилитона в ручье на территории нефтеперерабатывающего завода.

Анисимова О. В., *Барсукова Т. Н.* (Москва). Водоросли в интернет.

Максимова О. В. (Москва). Индивидуальное развитие таллома беломорского *Fucus vesiculosus* при разной солености.

Пронина О. А. (Архангельск). К вопросу о современном распределении промысловых видов водорослей Белого моря.

Мохова О. Н. (Архангельск). Изменения в структуре сообществ беломорских фукоидов после экспериментального кошения.

Белоруков А. М. (Архангельск). Марикультура ламинариевых водорослей в Белом море: современное состояние и перспективы развития.

Камнев А. Н., *Мессинева Е. М.* (Москва). Возрастная морфофизиология цистозировых водорослей морей России.

Стадничук И. Н., *Муравенко О. В.*, *Амосова А. В.* (Москва). Необратимое ингибирование фотосинтеза с помощью глюкозы при гетеротрофном росте у красной микроводоросли *Galdieria maxima*.

Максимова О. В., Кучерук Н. В. (Москва). Современное состояние макрофитобентоса в районе Северного Кавказа как результат глобальной антропогенной перестройки черноморской экосистемы.

Блинова Е. Н., Сабурин М. Ю. (Москва). Влияние фитобентоса, подводных скоплений и штормовых выбросов макрофитов на экологию Анапской бухты Черного моря.

Сапожников Ф. В. (Москва). Экспериментальная колонизация диатомеями литоральных грунтов Кандалакшского залива Белого моря в летний период.

Дорохова М. Ф. (Москва). Группировки водорослей как показатели техногенной трансформации и скорости самоочищения почв от нефти.

Вершинин А. О., Моручков А. А. (Москва). Потенциально токсичные водоросли Черного моря.

Снитько Л. В. (Миасс). Опыт применения методики геоботанического ординационного выделения к фитопланктонным сообществам.

Старцева Н. А., Охапкин Г. А. (Н. Новгород). Особенности структуры и динамики фитопланктона малых водоемов урбанизированного водосбора.

Петрова Н. А. (С.-Петербург). Толерантность доминантов сезонных комплексов озерного фитопланктона по отношению к интоксикации солями металлов.

Лаврентьева Г. М., Максимова О. Б. (С.-Петербург). Изменение видового состава фитопланктона под воздействием штормов в прибрежье крупных водоемов (оз. Мичиган, Финский залив).

Ляшенко О. А. (Борок). Сравнительно-таксономический анализ фитопланктона двух озер бассейна Верхней Волги.

В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 : 006.3 (47 + 57) 58 (208) (571.62)

© С. Д. Шлотгауэр

В ХАБАРОВСКОМ ОТДЕЛЕНИИ РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

S. D. SCHLOTGAUER. THE KHABAROVSK BRANCH OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY

Институт водных и экологических проблем
680000 Хабаровск, ул. Ким Ю Чена, 65
Факс (4212) 21—75—73
E-mail: flora@ivep.as.khb.ru
Поступила 17. 12. 2002

В 2002 г. работа Хабаровского отделения РБО осуществлялась в основном путем проведения общих собраний с обсуждением результатов завершенных этапов научных исследований в регионе. Таких собраний было проведено 5.

С. Д. Шлотгауэр выступила с докладом на тему «Сосудистые растения Хабаровского края: проблемы, перспективы изучения». В нем она подвела итоги исследований флоры этого большого региона, в котором насчитывается 2516 видов из 762 родов и 149 семейств. Впервые выявлены закономерности эколого-географической структуры флоры и специфика биоразнообразия. Для региона впервые приводится 204 вида растений, по разным причинам не указанных в многотомной сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока».

Выявлено 302 редких и исчезающих вида растений (14 % от всего состава). Из них 133 (44 %) включены в «Красную книгу Хабаровского края», которая вышла в свет в 2000 г. Проанализирован эндемизм флоры. Во флоре Хабаровского края эндемичный элемент составляют 80 (3.8 %) видов растений, субэндемиков — 96 (4.6 %). В высокогорной флоре региона обнаружено 56 эндемичных видов растений, что отражает не только свойственный различным горным системам высокий уровень эндемизма, но также специфику высокогорной флоры Охотии и Сихотэ-Алиня, эндемизм которой выражен наиболее отчетливо.

Далее докладчик остановилась на характеристике сильнейшей пожароопасной ситуации, которая приобрела в Хабаровском крае характер стихийного бедствия. При разрушении пожарами коренных лесов в ходе осветления местообитаний снизилась численность ценопопуляций реликтовых неморальных видов, нарушились убежища реликтовых видов *Taxus cuspidata* Siebold et Zucc. ex Endl., *Calypso bulbosa* (L.) Oakes., *Fritillaria ussuriensis* Maxim., *Gastrodia elata* Blume и др.

На Северном Сихотэ-Алине отмечена фрагментация ареалов многих редких и исчезающих видов, в том числе внесенны в «Красные книги» Российской Федерации и Хабаровского края: *Ilex rugosa* Fr. Schmidt, *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A.DC., *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter, *Oreorchis patens* (Lindl.) Lindl., *Coniogramma intermedia* Hieron. Обнаружилась тенденция исчезновения из флоры ряда видов: *Macropodium pterospermum* Fr. Schmidt, *Caldesia parnassifolia* (L.) Parl., *Osmundastrum claytonianum* (L.) Tagawa. Это требует проведения мероприятий по их спасению.

М. В. Крюкова прочитала доклад на тему «Ботанические сокровища Северного Сихотэ-Алиня», где привела новые местообитания таких реликтовых видов, как *Coniogramma intermedia*, *Aleuritopteris kuhnii* (Milde) Ching, *Eleorchis japonica*

(A. Gray) F. Maek., *Lunathyrium pterorachis* (Christ) Kurata, *Phlomoides alpina* (Pall.) Adyl. et R. Kam., *Phyllitis japonica* Kom. и др. Автор отметила, что большинство местообитаний, где выявлены эти виды, нуждается в ограничении лесопромышленных рубок и создании природных охраняемых территорий.

Доклад **М. Х. Ахтямова** «Состояние и перспективы эколого-флористической классификации растительности на Дальнем Востоке России» явился итогом многолетних исследований автора. В нем М. Х. Ахтямов рассказал, что Дальний Восток России остается еще перспективным районом для развития эколого-флористической классификации растительности. К настоящему времени сложились развитые системы синтаксономии сообществ луговой растительности, прирусловых лесов. Начаты работы по классификации растительности хвойных, хвойно-широколиственных лесов и болот. Аркто-альпийский и приморский комплексы, синантропная растительность пока еще не затронуты классификационными исследованиями. Предложена предварительная система высших единиц классификации (классы, порядки) естественной и синантропной растительности. Наиболее высоким синэндемизмом характеризуются дериваты арктотретичного комплекса и сообщества, формирующиеся в новейшее время.

А. Б. Мельникова в докладе «Редкие виды сосудистых растений Большехехцирского государственного природного заповедника и сопредельных территорий» рассказала о новых местообитаниях *Microbiota desussata* Kom., *Fritillaria ussuriensis* Maxim., *Ampelopsis brevipedunculata* (Maxim.) Trautv. и др. Кроме того, ею проведена система мониторинга состояния редких и исчезающих видов сем. *Orchidaceae*, исследовалась их экология и биологические особенности.

С. В. Бабкина представила доклад «Урбанофлора г. Комсомольск-на-Амуре». Она подробно осветила этапы трансформации индигенной флоры, связанные с доиндустриальным, «островным» индустриальным и интенсивным, массированным развитием индустрии в зонах южной тайги и неморальных лесов. В настоящее время урбанофлора города включает 504 вида из 235 родов и 94 семейств, из них аборигенными являются 381 вид, а адвентивные растения составляют 123 вида из 91 рода и 28 семейств. Почти 72 % адвентивных видов происходят из умеренных широт Евразии и Северной Америки. По способу заноса во флоре преобладают ксенофиты, по степени натурализации — эпекофиты. Основным источником пополнения адвентивных видов является железнодорожный транспорт. С повышением антропогенной нагрузки в составе парциальных флор города сокращается количество видов *Orchidaceae*, *Ericaceae*, *Ranunculaceae*, *Cyperaceae*, *Betulaceae*. При этом возрастает значение семейств *Brassicaceae*, *Chenopodiaceae*, *Polygonaceae* и *Fabaceae*.

Автор оценила состояние фитогенофонда промышленной зоны Комсомольска как катастрофическое и привела перечень необходимых мероприятий по сохранению видового разнообразия и повышению устойчивости растительного покрова города.

Л. А. Антонова посвятила выступление флоре Болоньского государственного заповедника, со дня организации которого исполняется 5 лет. Она подробно охарактеризовала флору вейниковых, осоково-разнотравных лугов, грядово-мочажинных и травяных болот, подчеркнула роль пирогенного фактора в унификации растительного покрова.

А. Ф. Дулин в докладе «Регуляция прорастания семян дальневосточных лекарственных растений семейства *Fabaceae*» познакомил слушателей с новыми методами воздействия регуляторов роста на прорастание семян *Maakia amurensis* Maxim. et Rupr., *Glycyrrhiza pallidiflora* Maxim., *Sophora flavescens* Soland.

Г. Ю. Морозова, **А. А. Бабурин** сделали сообщение на тему «Перспективы развития и сохранности зеленых насаждений в городе Хабаровске», где указали на явно недостаточный сортимент использования декоративных дикорастущих растений в зеленом строительстве Хабаровска, предложили свой вариант плана озеленения.

Т. Н. Толмачева в докладе «Особенности флоры государственного природного заповедника „Ботчинский"» рассказала о специфике биологического разнообразия, которое определяется меняющимися на небольших расстояниях экологическими условиями, что связано с влиянием Охотского моря. Она отметила реликтовые черты

во флоре резервата, проявляющиеся в присутствии реликтовых видов из семейств *Vitaceae*, *Taxaceae*, *Schisandraceae*, *Rutaceae*, *Orchidaceae* и др.

Кроме реликтов, в заповеднике обнаружено 19 эндемиков Сихотэ-Алиня: *Saxifraga astilbeoides* Losinsk., *Bergenia pacifica* Kom., *Eriocaulon schischkinii* Tzvel., *Ribes fontaneum* Boczkarnikova, *Orostachys vyschinii* и др.

В настоящее время на территории резервата обнаружено 23 вида редких и исчезающих растений, из них 15 внесены в Красные книги различных рангов: *Eleorchis japonica*, *Bergenia pacifica*, *Smelowskia inopinata* (Kom.) Kom. и др. В заключение она указала на необходимость организации мониторинга.

А. Н. Ермошкин прочитал доклад «Антропогенное влияние на флору и растительность скал Нижнего Амура». Он дал подробную характеристику флоры скал, которые являются в условиях влажного муссонного климата убежищами реликтовых редких и исчезающих видов растений, таких, как *Corydalis gorinensis* Van, *Platycodon grandiflorus* (Jacq.)A.DC. и др.

Для охраны редких растений и фитоценозов в Нижнем Приамурье организовано более 40 ботанических памятников природы, автор сообщения приводит перечень новых объектов, рекомендуемых для организации на них природных охраняемых территорий.

Основные результаты научно-исследовательских работ коллектива Хабаровского отделения представлены в следующих публикациях.

Антонова Л. А. Растительный покров. Состояние растительного покрова // Стратегия формирования экологического каркаса городской территории (на примере Хабаровска). Владивосток—Хабаровск, 2002. С. 49—66.

Ахтямов М. Х. Ценотаксономия прирусловых ивовых, ивово-тополевых и уремных лесов поймы реки Амур. Владивосток, 2001.

Ахтямов М. Х. Характеристика флористического разнообразия в пространстве синтаксонов прирусловых лесов // Проблемы устойчивого развития регионов в XXI веке. Матер. VI Междунар. симпозиума 30 сентября—2 октября 2002 г. Биробиджан, 2002. С. 128—129.

Бабурин А. А. Ценофлора лесных формаций Хабаровского края // Проблемы устойчивого развития регионов в XXI веке. Матер. VI Междунар. симп. 30 сентября—2 октября 2002 г. Биробиджан, 2002. С. 130—131.

Добровольная С. В. Специфика флоры Анюйского национального парка // Проблемы устойчивого развития регионов в XXI веке. Матер. VI Междунар. симп. 30 сентября—2 октября 2002 г. Биробиджан, 2002. С. 158—159.

Крюкова М. В. Редкие и исчезающие виды растений зоны строительства новой железнодорожной линии (Селихино—мыс Лазарева—Ноглики) между материком и о-вом Сахалин // Матер. Междунар. науч. конф. «Регионы нового освоения: состояние, потенциал, перспективы в начале третьего тысячелетия». Владивосток—Хабаровск, 2002. Т. 1. С. 158—160.

Крюкова М. В., Шлотгауэр С. Д., Добровольная С. В. Уникальные объекты природы Анюйского парка как рекреационный ресурс // Матер. Междунар. науч. конф. «Регионы нового освоения: состояния, потенциал, перспективы в начале третьего тысячелетия». Владивосток—Хабаровск, 2002. Т. 1. С. 160—162.

Морозова Г. Ю., Злобин Ю. А., Варенко Т. В. Растения в урбанизированной среде: структура популяций // Матер. Междунар. науч. конф. «Регионы нового освоения: состояния, потенциал, перспективы в начале третьего тысячелетия». Владивосток—Хабаровск, 2002. Т. 2. С. 32—35.

Морозова Г. Ю., Федотова А. А. Внутривидовая изменчивость растений на урбанизированных территориях // Проблемы устойчивого развития регионов в XXI веке. Матер. VI Междунар. симп. 30 сентября—2 октября 2002 г. Биробиджан, 2002. С. 185—186.

Сапожникова Т. Г. О находке *Polystichum kruckebergii* (*Dryopteridaceae*) на Аляске // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 10. С. 100—101.

Толмачева Т. Г. Общая характеристика растительности и флоры Ботчинского государственного природного заповедника // Проблемы устойчивого развития регионов в XXI веке. Матер. VI Междунар. симп. 30 сентября—2 октября 2002 г. Биробиджан, 2002. С. 130—131.

Шлотгауэр С. Д. Времена года. Хрестоматия дальневосточной природы. Хабаровск, 2002. 256 с.

Шлотгауэр С. Д. Наши охраняемые территории. Хабаровск, 2002. 120 с.

Шлотгауэр С. Д. Каменный исполин Охотморья // Природа. М., 2002. № 7. С. 23—29.

Шлотгауэр С. Д. Редкие и исчезающие виды Хабаровского края. Пособие для учителей биологов. Конкурс экологических программ: «Редкие и исчезающие виды флоры и фауны Хабаровского края». Хабаровск, 2002. 48 с.

Шлотгауэр С. Д. Утрата биогеографических рубежей Центральной части Дальнего Востока в результате катастрофических пожаров // Охрана лесов от пожаров в современных условиях // Матер. Междунар. науч.-практической конф. 27—29 марта 2002 г. Хабаровск, 2002. С. 194—198.

Шлотгауэр С. Д., Крюкова М. В. Подход к оценке и выделению территорий высокого природоохранного значения (на примере Северного Сихотэ-Алиня) // Матер. Междунар. науч. конф. «Регионы нового освоения: состояния, потенциал, перспективы в начале третьего тысячелетия». Владивосток—Хабаровск, 2002. Т. 1. С. 167—170.

Шлотгауэр С. Д., Крюкова М. В., Антонова Л. А. Сосудистые растения Хабаровского края и их охрана. Владивосток—Хабаровск, 2001. 195 с.

Ботаники Хабаровского отделения РБО принимали активное участие в работе «Международного женского форума стран Азиатско-Тихоокеанского региона»; «Женщины за чистую планету» (24—25 сентября 2002 г.); 59-х Комаровских чтений (г. Владивосток, 12 декабря 2002 г.); VI Международного симпозиума «Проблемы устойчивого развития регионов в XXI веке», состоявшегося в г. Биробиджане 30 сентября—2 октября 2002 г.; Международной научной конференции «Регионы нового освоения: состояние, потенциал, перспективы в начале третьего тысячелетия», проходившей в г. Хабаровске 25—27 сентября 2002 г. и международной научно-практической конференции «Охрана лесов от пожаров в современных условиях» (Хабаровск, 27—29 марта 2002 г.). Кроме того, результаты своих исследований они апробировали на региональных научно-практических конференциях «Перспективы развития и сохранения зеленых насаждений в городе Хабаровске» (22 марта 2002 г.), «Заповедное дело в Приамурье» (г. Амурск, 18—19 ноября 2002 г.), на совещаниях по зеленому строительству г. Хабаровска. Ботаниками городов Хабаровск и Комсомольск-на-Амуре прочитано свыше 53 лекций для населения. Они участвовали в обосновании Гурского природного парка (ботанический раздел), создании 10 ботанических памятников природы, экологической экспертизе строительства крупных промышленных объектов и транспортных магистралей (Буреинская ГЭС, железная дорога Комсомольск—Ноглики—Тымь).

Ботаники различных подразделений Хабаровского отделения РБО получили гранты Российского фонда фундаментальных исследований (3) и гранты Дальневосточного отделения РАН (2).

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PANT NAMES

(Ботанический журнал. 2003. Т. 88. № 7) Стр.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

ИСКОПАЕМЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE FOSSILES

От редакции

В № 6, 2003 г. в выходных данных пропущена дата публикации № 5, 2003 г. Следует читать: Дата публикации «Ботанического журнала». Т. 88, № 5: 28.05.2003.

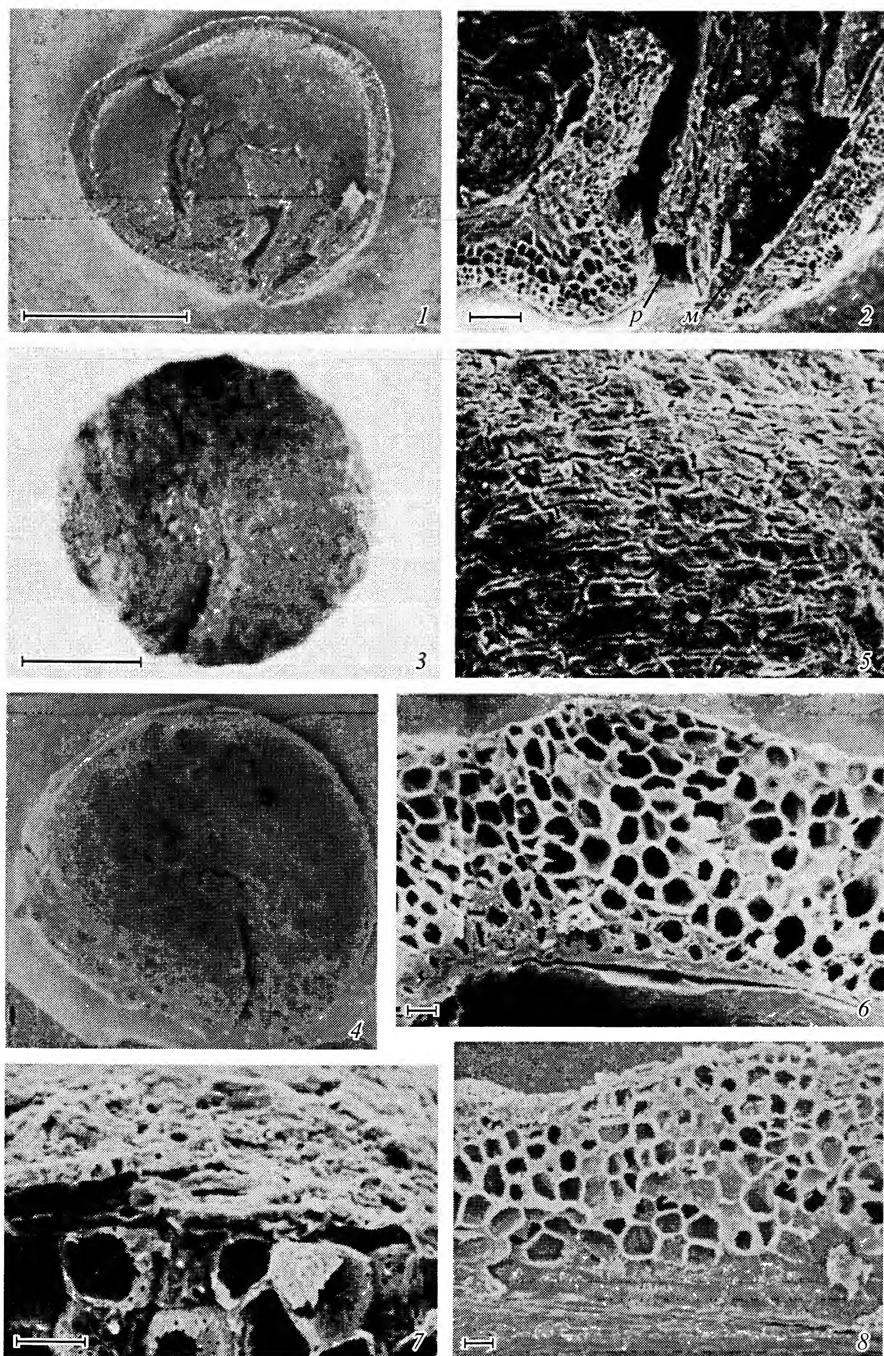


Таблица I. *Meloke sibirica*, кол. К523 (БИН).

1 — продольный скол семени, обр. 52/10; *2* — фрагмент продольного скола семени, видны микропиле (*м*) и рубчик (*р*), обр. 52/10; *3* — общий вид семени, голотип, обр. 52/1; *4* — общий вид семени, изотип, обр. 52/5; *5* — поверхность семени обр. 52/6; *6* — фрагмент поперечного скола семени, показывающий строение механической ткани и эндотегмена, обр. 52/8; *7* — фрагмент поперечного скола семени, видны теста и часть механической ткани, обр. 52/7; *8* — фрагмент продольного скола семени, показывающий строение механической ткани и клетки эндотегмена, обр. 52/9. Масштабная линейка: *1*, *3* — 1000 мкм, *2*, *4* — 100 мкм, *5*–*8* — 10 мкм.

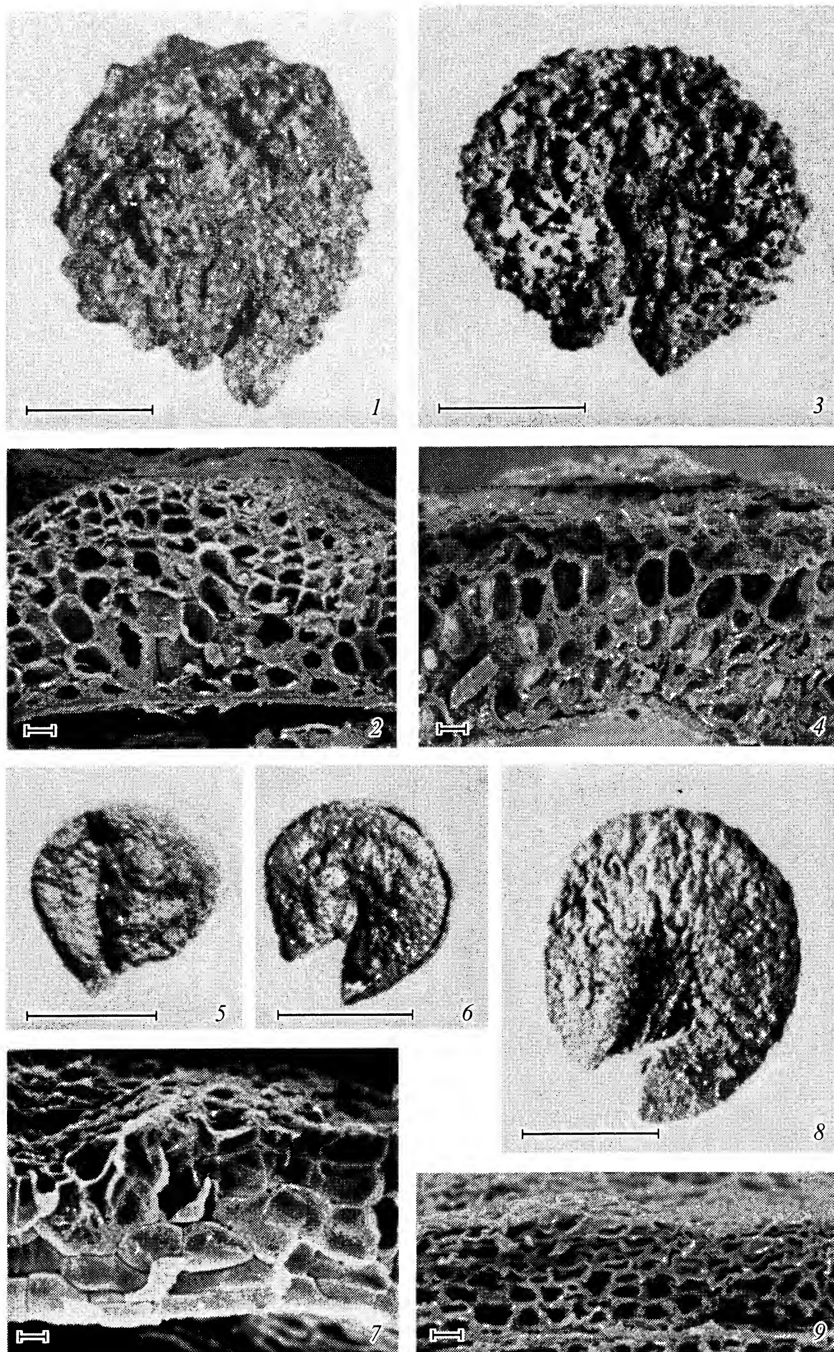


Таблица II.

1, *2* — *Meloke rugosissima:* общий вид семени, голотип, обр. 118/1, кол. ПК.59-И1 (БИН); *2* — фрагмент поперечного скола семени, обр. 56/1, кол. С.80-1-78.6 (БИН). *3*, *4* — *M. praesibirica*: *3* — общий вид семени, голотип, обр. 57/1 кол. Суз.65-13-100-1 (ОАО «Новосибирскгеология»); *4* — фрагмент поперечного скола семени, обр. 52/1, кол. Тюм.74-2102-К (БИН). *5*—*7* — *M. compassica*: *5* — общий вид семени, голотип, обр. 94/1, кол. ТД-1 (ОАО «Новосибирскгеология»); *6* — общий вид семени, обр. 14, кол. ПК.62-15-0.5 (ОАО «Новосибирскгеология»); *7* — фрагмент продольного скола семени, обр. 94/3, кол. ТД-1 (БИН). *8*, *9* — *M. prisca*: *8* — общий вид семени, голотип, обр. 27/1, кол. Кч.57-86-164.0 (ОАО «Новосибирскгеология»); *9* — фрагмент поперечного скола семени, обр. 27/3, кол. Кч.57-86-164.0 (БИН). Масштабная линейка: *1*, *3*, *5*, *6*, *8* — 1000 мкм; *2*, *4*, *7*, *9* — 10 мкм.

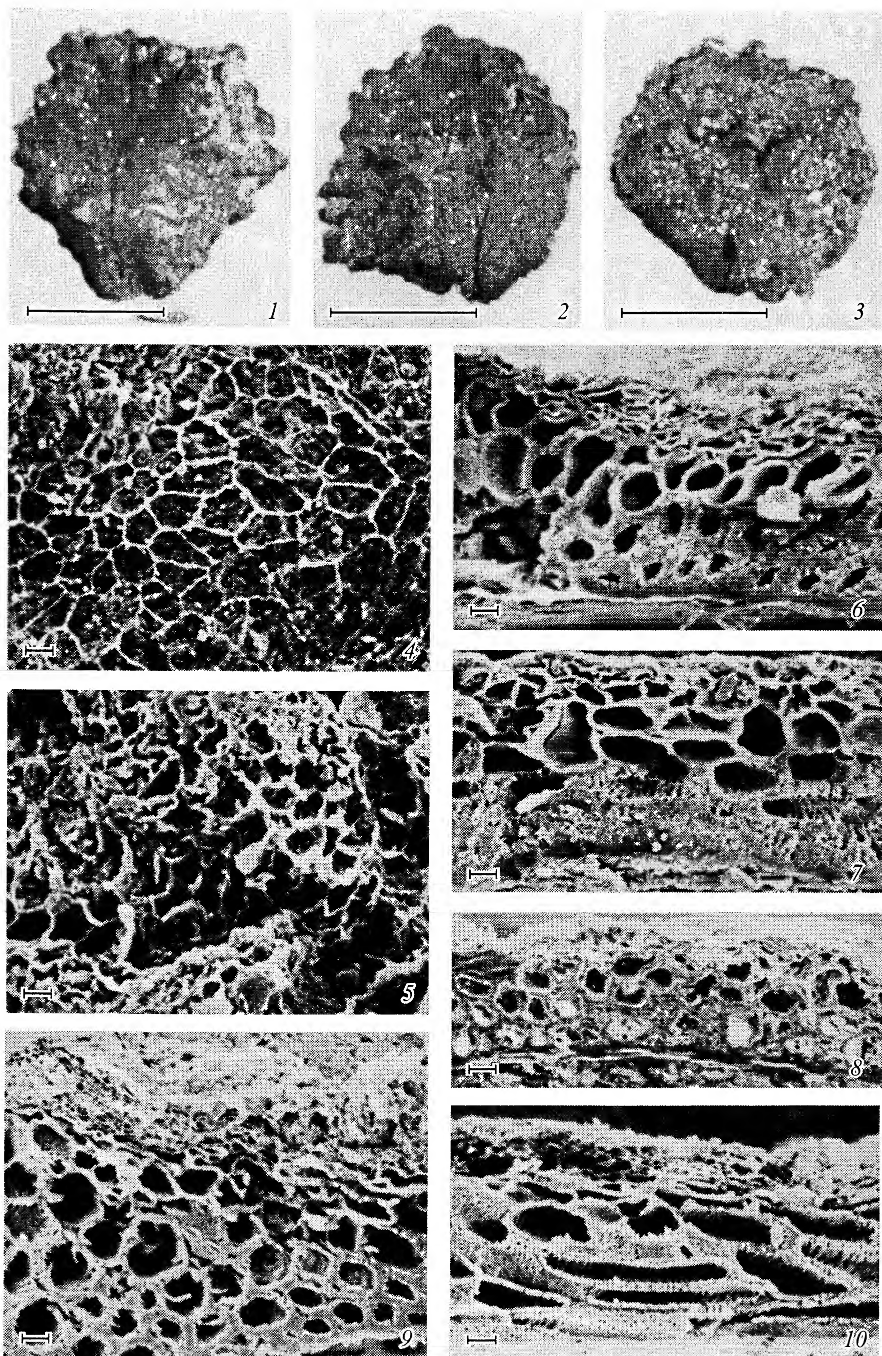


Таблица III.

1—7 — *Meloke ucrainica*, кол. К432 (БИН): *1* — общий вид семени, голотип. обр. 42-2/1; *2* — общий вид семени, изотип, обр. 42-2/2; *3* — общий вид семени, изотип. обр. 42-2/3; *4* — поверхность семени. обр. 42-2/6; *5* — поверхность поврежденного участка семени, видны клетки верхних рядов механической ткани. обр. 42-2/6; *6* — фрагмент поперечного скола семени, обр. 42-2/7; *7* — фрагмент продольного скола семени, обр. 42-2/7. *8* — *M. callisperma*, фрагмент поперечного скола семени, обр. 1/6. кол. К95. *9, 10* — *M. dorofeevii*. кол. К432 (БИН): *9* — фрагмент поперечного скола семени, обр. 66/3; *10* — фрагмент продольного скола семени, обр. 66/5. Масштабная линейка: *1—3* — 1000 мкм; *4—10* — 10 мкм.

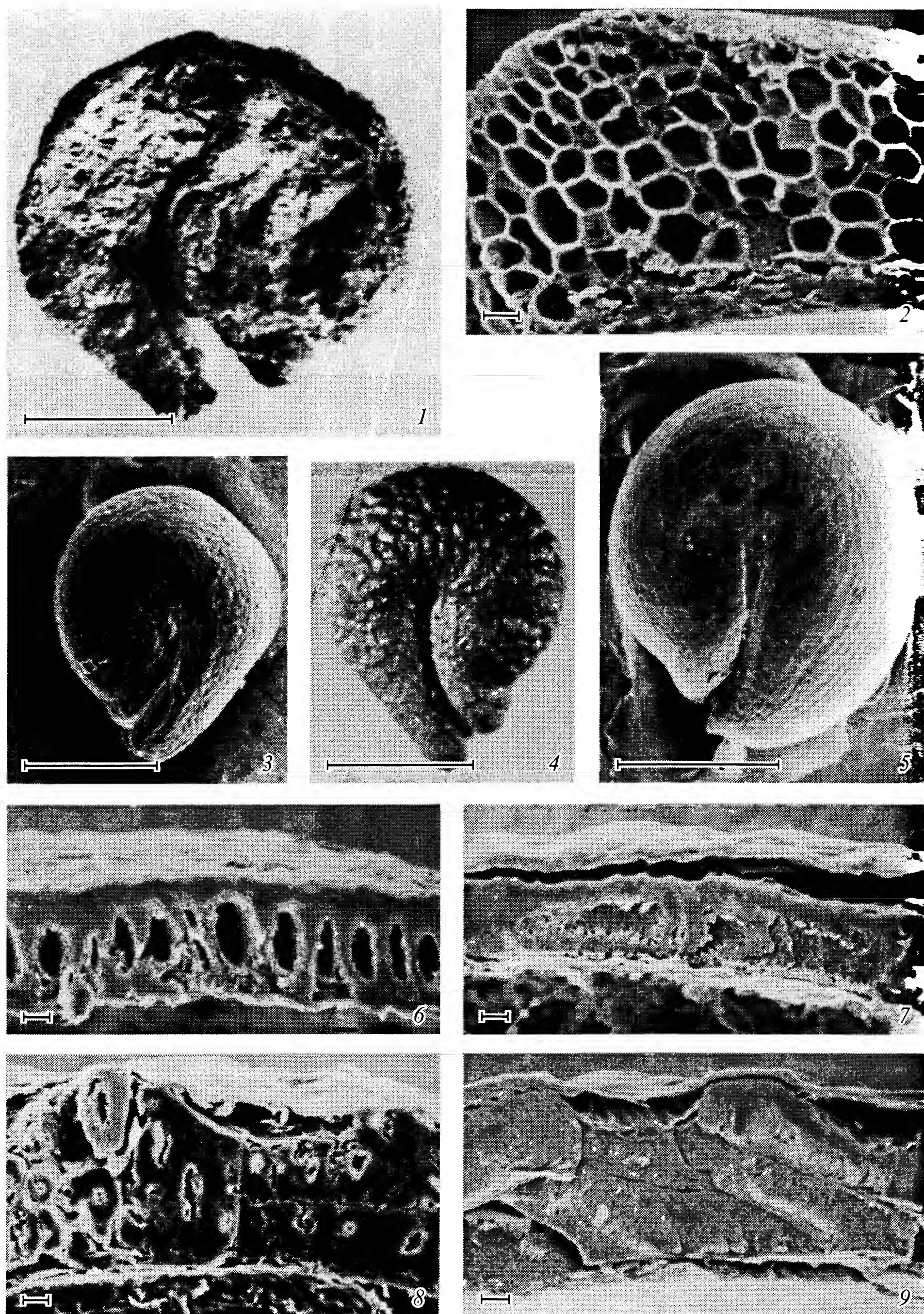


Таблица IV.

1, 2 — *Meloke macrosperma*: *1* — общий вид семени, голотип, обр. 116/1, кол. ПК.59-И.1 (ОАО «Новосибирскгеология»); *2* — фрагмент поперечного скола семени, обр. 62/1, кол. Меж. 64-23-41.0 (БИН). *3, 6, 7* — *Cleome multicaulis*, совр.: *3* — общий вид семени: *6* — фрагмент поперечного скола: *7* — фрагмент продольного скола. *4, 8, 9* — *Cleomella mexicana*, совр.: *4* — общий вид семени: *8* — фрагмент поперечного скола; *9* — фрагмент продольного скола. *5* — *Cleome gigantea*, совр., общий вид семени. Масштабная линейка: *1, 3—5* — 1000 мкм; *2, 6—9* — 10 мкм.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2003. VOL. 88. N 7)

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2003. Т. 88. № 7)

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2003. Т. 88. № 7. 1—168.